

Проф. В. А. ДОГЕЛЬ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

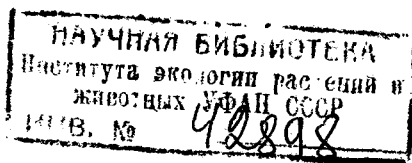
*Утверждено Всесоюзным Комитетом
по делам высшей школы при СНК СССР
в качестве учебника для Государ-
ственных Университетов и Педагоги-
ческих Институтков.*

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НАРКОМПРОСА РСФСР • ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1938

«Сравнительная анатомия беспозвоночных» представляет собой учебное пособие, рассчитанное прежде всего на студентов старших курсов биологических факультетов, которые до сих пор не имели на русском языке полного руководства по сравнительной анатомии низших животных. Кроме того курс предназначен для аспирантов-зоологов и для преподавателей биологии и зоологии педагогических и других высших учебных заведений.

Некоторые вопросы сравнительной анатомии беспозвоночных ставятся в этой книге заново или получают новое освещение.

Первый том «Сравнительной анатомии беспозвоночных» охватывает покровы животных, скелетную систему, мускулатуру, пищеварительную, дыхательную, кровеносную и выделительную системы. Порядок изложения различных систем органов несколько варьирует, соответственно с тем, какой метод расположения материала наиболее удобен для данной системы. В целях лучшего связывания формы с функцией во многих местах курса имеются указания на характер функционирования отдельных органов, чем оживляется их изучение.



ПРЕДИСЛОВИЕ

Большой контингент растущих молодых научных кадров, стремление к дальнейшему повышению научной квалификации учащихся-биологов, увеличение числа высших учебных заведений, в которых преподаются биологические дисциплины, — все эти обстоятельства естественно приводят к необходимости издания учебников не только обычного, но и несколько повышенного типа. По некоторым отраслям зоологии такие учебники уже появились. Таковы курсы сравнительной анатомии позвоночных проф. Шмалъгаузена и эмбриологии проф. Иванова, не говоря уже о начавшем выходить многотомном коллективном руководстве по зоологии. Начавший выходить в 1923—1925 гг. «Курс сравнительной анатомии беспозвоночных», написанный мной, в первом издании по стечению ряда обстоятельств не мог быть закончен. Изданные два выпуска (кожные покровы, скелет, нервная система и органы чувств) целиком разошлись. Поэтому вполне своевременным является издание этого курса в полном его объеме. Это тем более желательно, что другого курса сравнительной анатомии беспозвоночных на русском языке в настоящее время нет (если не считать первого выпуска сравнительной анатомии проф. Бючли, в котором излагается лишь строение покровов и скелета).

В настоящем издании курс выходит в двух томах. Первый из них содержит описание кожных покровов, мускулатуры, скелета, пищеварительной, дыхательной, кровеносной и выделительной систем. Второй — посвящен описанию нервной системы, органов чувств и половой системы, а также включает в себе несколько дополнительных глав (о полости тела и др.). Введение и заключение к курсу посвящены, с одной стороны, изложению главных установок, послуживших основой в составлении курса, с другой же — изложению ряда закономерностей, которые наблюдаются при эволюции различных систем органов. В этой части я позволил себе высказать ряд мыслей, которые невольно возникают при многолетнем чтении курса сравнительной анатомии, хотя быть может не все из этих мыслей пользуются всеобщим признанием.

Подобно тому, как и в первом издании, особенностью курса является включение в него наиболее важных и интересных физиологических данных, что делает курс более живым и доступным более широкому кругу читателей.

Изложение различных систем органов не всегда построено по одинаковому плану. Причиной этому является мое стремление дать не столько исчерпывающий фактический материал, сколько показать —

выяснение каких общих вопросов сравнительной анатомии может иллюстрировать данная система органов. Поэтому в одних случаях наиболее выгоден один способ расположения и трактовки материала, в других — иной.

Вся совокупность охваченного курсом материала чрезвычайно велика, а потому в нем неизбежно некоторое количество недосмотров и недочетов. За указание на эти возможные недостатки я был бы крайне благодарен всем своим коллегам-зоологам.

В заключение позволяю себе высказать сердечную благодарность Ю. И. Полянскому и А. А. Стрелкову, которые очень помогли мне в окончательном оформлении книги.

В. Догель.

Сравнительная анатомия животных представляет собой в значительной мере философию зоологии. В систематическом изложении зоологии центр внимания занимает структура различных животных, детали их организации, а также филогенетические связи отдельных групп. В основе сравнительной анатомии лежит тот же принцип изучения эволюции животного мира, но подход к последнему и методы работы данной науки несколько иные.

Помимо изучения строения различных органов и объяснения их происхождения сравнительная анатомия занимается выяснением самого способа происхождения того или иного органа.

В последнее время она все теснее связывает строение органа с его функцией, морфологию с физиологией. Отыскивая определенные закономерности в способах происхождения различных органов, сравнительная анатомия занимается осмысливанием фактического материала зоологии.

В основе учения о происхождении различных органов лежит мысль об изменчивости организмов, об их пластичности, т. е. учение об эволюции. Принимая способность к изменению за одно из основных свойств организмов, мы должны вкратце остановиться на тех главных моментах, которыми обуславливается современное состояние организмов и их отдельных систем органов. Таких моментов много, и они сложно сплетаются между собой. Постараемся указать хотя бы главнейшие из таких факторов, ибо при всяком сравнительноанатомическом построении чрезвычайно важно учитывать именно совокупность факторов, вызывающих то или иное изменение организации.

1. Исходная форма органа как историческое начало рассматриваемого процесса изменения. Само собой разумеется, что начальная форма органа сплошь и рядом оказывает решающее влияние на его последующие изменения. Крыло птицы есть порождение пятипалой конечности, пятипалая конечность — дериват плавника рыб, а плавник есть дифференцировка кожной складки. Крыло не могло бы получиться прямо из кожной складки, и это нужно принимать во внимание при оценке происхождения крыла.

2. Химическая и физическая структура (субстрат) как материальная база для образования органов. Мы увидим далее, что ряд сравнительноанатомических фактов становится понятен, когда становятся известными химический состав органа (например частей скелета) и его физическое строение (например состав из отдельных клеточных элементов).

3. Влияние внешней среды и образа жизни как фактор, направляющий преобразование организмов и их отдель-

ных органов. Значение этого фактора настолько ясно, что не требует дополнительного толкования.

4. **Генотипический облик животного.** Стойкий наследственный набор признаков данного организма естественно влияет на характер дальнейших изменений организма и его отдельных составных частей.

5. **Способ преобразования органа.** Как мы увидим далее, различается ряд способов преобразования органов. Понятно, что характер самого процесса преобразования отражается на его результатах.

В своем современном состоянии сравнительная анатомия сложилась на почве эволюционной теории, причем основоположником ее считается Gegenbaur, который ясно поставил перед этой наукой и главные ее задачи. По концепции Gegenbaur главной целью сравнительной анатомии является установление родственных связей между группами животных, или построение родословного дерева животного мира. Сравнительная анатомия должна проследить и установить, какие последовательные изменения испытывают различные органы животных в процессе их эволюции. Для этой цели подвергаются подробному сравнению различные системы органов у тех или иных групп животных. При этом особое внимание привлекает к себе сравнение одноименных органов для выяснения их взаимной генетической связи. При таком сравнении выяснилось, что характер сходства между подобными друг другу органами может быть двояким, соответственно с чем различают два типа сходства — *гомология* и *аналогия*, — и два типа сходных органов — *гомологичные* и *аналогичные*. Под гомологией понимают подобие двух органов, основанное на одинаковом происхождении их из одинаковых зачатков и на одинаковых морфологических соотношениях этих органов. Аналогией называют подобие двух органов, сходство между которыми основано не на их общем происхождении и не на одинаковом морфологическом значении, а на сходстве в их функциях. Аналогии возникают не на почве родственных связей между животными, а путем конвергенции в строении чуждых друг другу животных групп, попадающих под влияние одинаковых внешних условий или одинакового образа жизни. Гомология есть действительное, базирующееся на родственных отношениях сходство между органами, аналогия же лишь подобие органов друг другу, вызванное сходством их функций.

Соответственно с намеченными Gegenbaur главными задачами вполне естественно, что весь интерес сравнительных анатомов, особенно работавших над позвоночными, был направлен на изучение и установление гомологий. Вопрос об установлении гомологий стал своего рода доминантой в сравнительной анатомии позвоночных, вполне сохранив свою значимость и поныне. Сравнительно однородная и прекрасно разработанная в палеонтологическом отношении группа позвоночных животных дает отличный материал для установления гомологий.

В самом полном своем выражении *гомология* есть полная идентичность в строении двух органов, базирующаяся на их одинаковом происхождении: например идентичные органы разных особей одного и того же вида. Начиная с этого, можно построить ряд постепенно дивергирующих в строении, но гомологичных между собой органов: таковы гомология передних и задних конечностей четвероногих, гомология ног и крыльев птиц, плавников и пятипалых конечностей и т. д.

Говоря о дивергенции признаков, мы касаемся основного свойства гомологий: гомологичные органы представляют собой результат последовательных изменений органов, первоначально идентичных, под влиянием ослабления родственных связей между соответствующими организмами и под влиянием изменения жизненных условий. Это изменение жизненных условий сопровождается одним из самых могучих факторов дивергирования гомологичных органов, а именно изменением их физиологических функций.

Очень показательный пример дивергирования органов у одного и того же животного дает *Peripatus*, у которого (очевидно в связи с переходом к наземному образу жизни) одни нефридии остаются выделительными, другие — превращаются в слюнные железы, а третьи — становятся половыми протоками.

Итак, сравнительная анатомия позвоночных построена на изучении гомологий, а сами гомологии возникают в результате расхождения вначале идентичных и одинаковых по своему происхождению органов.

Исследование гомологий сыграло большую роль и в сравнительной анатомии беспозвоночных. Имеется ряд блестящих ученых, которые работали на этом поприще и решали тем же способом важные общие вопросы в области зоологии беспозвоночных. Особенно богаты сравнительно анатомическими идеями восьмидесятые и девяностые годы XIX века. В этот период Bütschli положили начало решению вопроса о происхождении асимметрии *Gastropoda*, в окончательном выяснении которого впоследствии принимают участие также Lang, Thiele, Naef и ряд французских авторов. Bütschli же строит очень интересную гипотезу происхождения пятилучевой симметрии *Echinodermata*, в частности морских ежей, от восьмилучевой. Lang публикует знаменитое сравнение *Polyclada* с *Stenophora*, давая этим ответ на вопрос о происхождении билатеральной симметрии. Ray-Lankester и McLeod развивают мысль о происхождении паукообразных от *Xiphosura*, основываясь на возможности произвести легкие скорпионов от жаберноносных конечностей *Limulus*. Итак мы видим, что целая серия капитальнейших вопросов сравнительной анатомии беспозвоночных разрешена тем же способом, применением тех же методических приемов, которые ввел в эту науку положивший основы труд Gegenbaur.

В современной сравнительной анатомии понятие гомологии распленилось и дифференцировалось на несколько понятий подчиненного порядка.

I. Гомология, или общая гомология — морфологическое сходство органов одинакового порядка, повторяющихся в теле одного и того же животного. В этом первом главном разделе в свою очередь различают следующие случаи.

1. Гомотипия — гомология симметрично расположенных одинаковых органов правой и левой сторон у билатеральных животных, одинаковых органов различных лучей у радиальных организмов. Таким образом гомологичны одинаковые органы, повторяющиеся вокруг главной оси тела. Подобные части организма называют *антимерами*.

2. Гомодинамия — гомология одинаковых органов, повторяющихся в теле животного по его продольной оси, или *метамерных* (параподии, нефридии и т. д. в теле *Annelides* и т. п.).

3. Гомонимия — гомология так называемых *параметрических* образований, т. е. одноименных частей одинаковых органов, например пальцев в передних и задних конечностях, члеников в разных конечностях у *Arthropoda* и т. д.

II. Гомология в узком смысле слова, или специальная гомология — соотношения между органами одинакового происхождения, т. е. развивающимися из одного и того же органа общего предка сравниваемых организмов. Эта гомология бывает следующих видов.

1. Полная гомология, когда сравниваемые органы или части их обнаруживают, хотя бы и в сильно измененном виде, все элементы в типичном соотношении.

2. Неполная гомология, когда в одном из сравниваемых органов имеются лишние (*аугментативная* неполная гомология) или недостающие (*дефективная* неполная гомология) части. Случай аугментативной гомологии *Gegenbaur* иллюстрирует сравнением с сердцем рыб сердца млекопитающих; в сердце последних вошла лишняя часть, венозный синус, которая у рыб независима от сердца. Напротив, сердце костных рыб, при сравнении с сердцем хрящевых, дает пример дефективной гомологии, ибо в нем редуцирован артериальный конус, имевшийся у хрящевых рыб. Среди беспозвоночных примера аугментативной гомологии дают метанефридии раков, у которых, по сравнению с кольчатыми червями, в состав нефридии вошла новая часть — целомический мешочек.

Перечисленные нами категории введены еще *Gegenbaur* и в настоящее время в некоторых отношениях еще более детализированы. Вся эта дробность категорий ясно показывает, как основательно и хорошо продуманы и проработаны вопросы гомологии.

Однако в сравнительной анатомии беспозвоночных нам приходится, помимо гомологий, столкнуться с обширной категорией явлений аналогии. В классической сравнительной анатомии аналогиям отводится очень мало места. Напротив, аналогия являлась для сравнительных анатомов скорее незванным гостем, который грозит спутать карты и привести к неверному заключению о родстве там, где последнего на самом деле нет. Так, в вопросе о родстве между

дневными хищными птицами и совами зоология позвоночных с трудом отделилась от неправильного объединения их в общую группу.

Совершенно иной характер и масштаб принимает вопрос об аналогиях, когда мы переходим к сравнительной анатомии беспозвоночных. И это понятно. Установка на гомологию имеет свой смысл при изучении небольших и в общем близко родственных групп, какими являются, например, различные представители позвоночных или насекомых и т. п. Но, по мере расширения кругозора, по мере перехода к беспозвоночным, или даже ко всему животному миру, взятому в целом, одной гомологии, как руководящего понятия, недостаточно. Интерес к гомологиям здесь несколько слабеет, а параллельно этому вырастает внимание к явлению конвергенции, базирующемуся на аналогиях.

Присматриваясь к явлению аналогии, мы замечаем, что по своей значимости оно несколько не уступает явлению гомологии, а между тем изучено гораздо слабее. В самом деле, в *аналогии и гомологии* мы имеем перед собой две *равноценные*, хотя и разнородные категории явлений. Гомологии выражают собой способность организмов, исходя из одного и того же материала (идентичные органы) в процессе эволюции под влиянием естественного отбора применяться к различным условиям и достигать различного эффекта: из плавников рыб вырабатываются органы плавания, хождения, летания, копуляции и т. д. В аналогиях сказывается способность организмов, исходя из различного основного материала, приходить к одному и тому же результату и создавать образования, сходные как по функции, так и по строению, хотя и не имеющие между собой в филогенетическом отношении ничего общего, например глаза позвоночных, головоногих и насекомых. Оба типа явлений раскрывают нам адаптивные способности организмов, но проявляющиеся при диаметрально противоположных условиях. Одним из главных двигателей дивергенции является различие жизненных условий и функций органов. Одним из важнейших факторов конвергенции служит одинаковость жизненных условий и функций аналогичных органов. В соответствии с этим при исследовании аналогичных органов особый интерес приобретают факты наибольшего сходства двух органов различного происхождения.

Посмотрим теперь, на какой почве возникают конвергенции. Одна из причин, вызывающих конвергентные совпадения в строении, достаточно хорошо изучена и известна. Эта причина есть приспособление различных по происхождению животных к одинаковым внешним условиям или к одинаковому образу жизни. Есть, однако, и иные причины, способствующие образованию конвергирующих аналогичных органов, на которые до сих пор обращалось мало внимания. Так, нам думается, что одним из серьезных факторов, содействующих развитию конвергенций, является сам живой субстрат, на котором они возникают. Под этим субстратом мы понимаем в широком смысле слова живое вещество, протоплазму, из которой строится тело организмов. Всякий материальный субстрат несет в себе известные воз-

возможности к изменениям, приспособлениям и т. д. При этом характер субстрата может иметь двойное значение: со стороны своего химического состава и со стороны своего построения из множества отдельных — клеток. Весьма вероятно, что именно ограничения, налагаемые субстратом, не дают воплотиться всем возможностям, которые теоретически допустимы при постоянной изменяемости организмов. Весьма вероятно, что как раз характер материального субстрата служит моментом, сдерживающим разнообразие эволюционного процесса, отчего у некоторых ученых и рождалось совершенно ложное представление о какой-то предначертанности хода развития органического мира. С другой стороны, сходство субстрата часто приводит (путем того же ограничения возможностей) к явлениям конвергенции и к фальсификации филогенетических отношений.

Конвергенция тем яснее, чем сложнее структура и функция конвергирующих органов.

Поэтому один из лучших примеров конвергенции и дают органы зрения. В построении всякого зрительного аппарата входит ряд необходимых моментов, без наличия которых правильное функционирование аппарата невозможно. Необходимым условием для действия глаза является, помимо наличия воспринимающей сетчатки, присутствие диоптрических приспособлений, собирающих лучи на воспринимающей поверхности. Столь же необходимо присутствие приспособления, поглощающего часть избыточных или неправильно идущих лучей; для высших типов глаза необходим, кроме того, аккомодационный аппарат. Таковы отдельные элементы сложного глаза и их функции. А для выполнения этих функций у всех животных имеется один и тот же материал — клетки эктодермы и продукты их выделения. Ввиду специфичности функций и ограниченности материала путей для формирования глаза не так много. А потому у различных групп животных вполне возможны совпадения в строении глаз. Этим, вероятно, и объясняются столь любопытные конвергенции, как строение сложных глаз у членистоногих и мантийных глаз у пластинчатожаберных моллюсков. Первые суть настоящие головные глаза, связанные с мозгом, тогда как вторые — глаза совершенно иного происхождения, возникшие на новом месте, а именно на краю мантии. Тем не менее сходство крайне велико. Оно выражается не только в анатомии глаза, но и в его тонкой гистологии. Таких примеров конвергенции глаз у неродственных между собой животных можно привести сколько угодно.

Высказываемые нами соображения показывают порочность идеалистических учений (ортогенез и др.), говорящих о какой-то направленности эволюции животного царства, о каких-то таинственных законах, ею управляющих.

Во-первых, мы видим, что нельзя говорить об определенной направленности в развитии организмов, а можно лишь думать о некоторых ограничениях в потенции к развитию отдельных органов, ограничениях, исторически обусловленных, которые умень-

пают бесконечное количество изменений органов, кажущееся возможным а priori.

Во-вторых, наш взгляд именно потому и кажется для нас ценным, что он позволяет объяснить действительно имеющиеся налицо примеры совпадения развития в различных группах организмов, оставаясь на чисто материалистическом и дарвинистическом основании. Совпадения происходят не потому, что группы эволюционируют параллельно, полифилетически происходя от разных предков, но развиваясь в одну сторону по каким-то особенным законам, а по иной более простой причине. Когда при одинаковых условиях существования животные разного происхождения вырабатывают путем адаптации органы одинакового физиологического значения, то нередко возникают конвергенции, ибо сходство материального субстрата ограничивает число путей формирования того или иного типа органов.

Рассмотрим два-три частных примера конвергенций, показывающих возникновение и значение этого явления. Так, интересно, что совпадения могут получаться не только между однотипными объектами, т. е., например, цельными организмами или их определенными органами, но и между объектами разнородными. Очень показательна, например, конвергенция в строении солнечника *Acanthocystis* и клеток хрусталика в глазу моллюска *Pecten*. В обоих случаях сравниваемые клетки, из которых *Acanthocystis* представляет собой в то же время цельный организм, обладают внутренним опорным скелетом. В том и в другом случае скелет состоит из центрозомы и отходящих от нее плазматических лучей. У *Acanthocystis* эти лучи продолжаютсся внутрь псевдоподий в виде их осевых нитей. У клеток хрусталика лучи доходят до самой поверхности клетки в виде центрозомального сияния. В обоих случаях имеется одно физиологическое задание — упрочнение контуров клетки — и одинаковые средства для выполнения задания — центрозома с ее атрибутами.

Другой крайне интересный случай детальной конвергенции дает совпадение в строении стрекательных капсул жгутиконосца *Polykrikos*, так называемых стрекательных капсул в спорах *Microsporidia*, «головного органа» паразитических жгутиконосцев *Trichonymphidae* и, наконец, аберрантных живчиков десятиногих раков. Мы находим у четырех столь разнородных образований весьма сходные в цитологическом отношении приспособления, служащие для выбрасывания или выстреливания наружу части содержимого данного образования. У *Polykrikos* в плазме возникают особые колбасовидные тельца, книдобласты, исходным пунктом образования которых являются центриоли. Каждый книдобласт путем сложных преобразований превращается в полую хитиноидную стрекательную капсулу с ввероченной внутрь нее стрекательной нитью. У *Trichonymphidae* передний конец тела снабжен торчащей вперед хитиноидной капсулой, которая на конце замкнута при помощи крупной центрозомы. У основания капсулы внутри тела животного имеется участок мелкозернистой плазмы, которая может выбрасываться наружу через переднее

отверстие капсулы, которую называют головным органом. У живчиков Decapoda, по данным К о л ь ц о в а (1907), задний конец спермия вдувается в хитиноидную капсулу, задняя стенка которой глубоко вворачивается внутрь капсулы в виде узкой трубки; отверстие трубки закрыто особой крышечкой. Гигроскопичное содержимое капсулы может с силой выбрасываться наружу через ее заднее отверстие, выворачивая при этом трубку капсулы наружу. Наконец стрекательная капсула спор Microsporidia напоминает собой такую *Polykrikos*, способ же ее происхождения недостаточно выяснен. Взятый нами пример показывает, что для возникновения далеко идущих конвергенций не требуется даже большого сходства в физиологическом значении конвергирующих органов; нужно лишь совпадение в механизме их действия. Так, стрекательные капсулы *Polykrikos* служат для защиты и нападения; хвостовая капсула раков имеет существенное значение для оплодотворения яйца живчиком, вонзая головку живчика в яйцо; стрекательная капсула спор Microsporidia при помощи своей полой «стрекательной» нити передает находящегося внутри споры зародыша через стенку кишки хозяина в полость его тела, т. е. осуществляет инфекцию (Oshida, 1937); наконец головной орган Trichonymphidae имеет еще какое-то иное, точно не выясненное назначение. Между тем все перечисленные образования дают картину ясной конвергенции. Мы полагаем, что последняя зиждется, с одной стороны, на однородности субстрата, с другой — на сходстве механизма действия сравниваемых образований. Субстрат, на фоне которого разыгрывается в данном случае конвергенция, это — клетка с ее главными атрибутами, т. е. центрозомой, ядром и т. д. Механизм действия конвергирующих аппаратов заключается в себе момент выбрасывания части содержимого клетки с известной силой наружу, вне зависимости от того, какую дальнейшую роль играет это выбрасывание. Мало того, разложив механическое действие конвергентных аппаратов на ряд моментов, можно обнаружить, что биологическое значение всего процесса и всего аппарата падает на различные фазы его действия. В стрекательных капсулах *Polykrikos* наиболее важно выбрасывание содержимого капсулы (так называемой стрекательной нити) в известную сторону, тогда как все остальные части аппарата и все изменения, в нем происходящие, не имеют ровно никакого биологического значения. Во «взрыве» капсулы живчиков рака выбрасывание содержимого капсулы в одном направлении имеет лишь побочное значение, тогда как главным моментом является обратный толчок, получаемый остальной, передней частью живчика и приводящий его головку в соприкосновение с яйцевой клеткой. Наконец в спорах Microsporidia выбрасываемая из капсулы полая нить вонзается в стенку кишки хозяина, но функционирует не как стрекательная нить, а как полая проводящая трубка для заключенного в споре зародыша.

Нарисованная картина достаточно ясно говорит о правильности нашего суждения. Сходные результаты получаются и при сравнении сильно конвергентных органов зрения и органов свечения. Их кон-

вергенция зависит, главным образом, от того, что оба рода органов имеют дело со световыми лучами, хотя в одном случае орган служит для восприятия световых лучей и сложной переработки получаемых раздражений в центрах нервной системы, тогда как в органах свечения процесс ограничивается простым отражением лучей света, проекцией их вне организма.

Понятие аналогии следовало бы, подобно тому как это сделано для гомологии, разбить на подчиненные категории. Однако, ввиду малой разработанности этого вопроса, можно ограничиться лишь предварительным грубым делением.

Быть может можно было бы прежде всего выделить понятие *простой аналогии*, под которым разумеют возникновение у двух разных животных групп органов, сходных по функции и по общему характеру, но не обнаруживающих между собой каких-либо узко специальных черт сходства. Таковы, например, различного рода кожные жабры, возникающие на самых различных местах тела у множества водных животных и обладающие самой разнообразной формой. Все эти органы мы считаем аналогичными, параллельными между собой, но и только. Продолжая рассматривать тот же пример, мы находим, что кожные жабры имеют тенденцию к увеличению своей поверхности, усиленно ветвясь и разрастаясь. Среди разных способов ветвления очень часто намечается такой, когда кожная жабра принимает перистый вид, состоя из оси с двумя рядами боковых жаберных лепестков (у некоторых *Polychaeta*, ктении и некоторые адаптивные жабры моллюсков, жабры некоторых десятиногих раков, рыб). В таких случаях можно говорить о *конвергирующей аналогии* и о *конвергентно-аналогичных органах*.

Наконец можно называть *конфлюэнцией* и *конфлюэнтно-аналогичными органами* такие органы, которые совпадают друг с другом вплоть до мелочей строения, так что разница между ними доказывается лишь способом их происхождения. Прекрасным примером конфлюэнции служат трахеи *Arachnoidea* и насекомых. Сходство между ними распространяется даже на гистологические детали, каково, например, наличие в обоих случаях спиральной хитиновой нити, поддерживающей стенки трахей. Почти до неразличимости сходны также и мальпигиевы сосуды паукообразных и насекомых, которые, однако, различаются по способу происхождения (из энтодермы или из эктодермы) и по свойству экскретов (гуанин или мочевая кислота).

Всякое изменение организации животных есть результат сложного перекрещивания факторов, на которых базируются гомологии и аналогии, а потому оно и может быть расшифровано лишь при изучении обеих категорий явлений.

Учитывая важность и недостаточную разработанность явлений аналогии, мы старались уделять им достаточное внимание. В разных главах руководства это выражается различным способом. Некоторые системы органов, в зависимости от того, какие удобства они для этого представляют, излагаются по обычному сравнительноанато-

мическому принципу (выделительная система и др.). Другие системы (например половая) обработаны исключительно по методу аналогий. Третьи, наконец, а именно скелетная система, изложены сначала по одному, потом по другому методу. Этот последний способ является наилучшим, но требует для своего проведения много места, почему и не мог быть применен ко всем системам органов.

Мы уже говорили о том, что характер изменения органов зависит и от способа происхождения этого изменения. Всякое изменение структуры органа сопровождается и изменением его физиологических функций. Впервые это правило формулировал Dohrn, в своем «Принципе смены функций». Дальнейшая разработка и детализация понятия о смене функций принадлежит многим исследователям, но особенно А. Н. Северцову и его школе. Большей частью всякий орган в первоначальном своем виде имеет более общие и недостаточно резко дифференцированные функции. Соответственно с этим при дальнейшей эволюции органа замечается сохранение за ним лишь известной части первоначальных отправлений с утратой других (*сужение функций* по Северцову). Однако известно, что в некоторых случаях имеет место обратное явление, а именно *расширение первоначальных функций* органа. Так, антенны вторые Cladosera, сохранив двигательную функцию, стали, вместе с тем, и органами чувств. Расширение функций увеличивает, сужение функций уменьшает пластичность органа и его потенции к дальнейшим изменениям. Об *активации функций* говорят в тех случаях, когда пассивные органы превращаются в активные. Примером этого может служить предполагаемое превращение непосредственных боковых выростов груди насекомых в крылья по гипотезе Gassì. Обратную картину дает *иммобилизация органов*, переход их от активного в пассивное, неподвижное состояние. Таково срастание подвижных члеников тела многих Arthropoda в неподвижное целое, например образование головы.

Нередко наблюдается *разделение функций*, при котором первоначальный орган, взятый в целом, не теряет своих функций, но распадается на два или более органов второго порядка, между которыми распределяются функции первоначального органа.

Когда мы говорим, что происходит изменение функций, а соответственно с этим и изменение строения какой-нибудь системы органов, не следует забывать, что органы никогда не изменяются изолированно, но обыкновенно в соответствии с изменением одних органов происходят изменения и в других органах, так или иначе физиологически и морфологически связанных с ними. Этот принцип был в свое время установлен Cuvier под названием *корреляции органов*. Одним из лучших примеров корреляции является сильная редукция кровеносной системы у столь высоко организованных животных, как насекомые, в зависимости от сильного развития у них трахейной системы.

Наконец далеко нередко орган редуцируется без остатка или до той степени, что перестает функционировать; при этом атрофировав-

шие органы могут заменяться другими органами того же физиологического значения, но иного происхождения. Этот процесс называется *субституцией органов* — принцип *Kleinenberg*, и прекрасно иллюстрируется заменой кровеносной системы у пиявок целомическими полостями. Если при этом новообразующийся орган возникает на месте субституируемого им, то говорят о *гомотопной* субституции; если же новый орган по месту своего возникновения не имеет связи с субституируемым, то мы имеем перед собой *гетеротопную* субституцию (например замена нефридиев мальпигиевыми сосудами у наземных *Arthropoda*).

Можно, кроме того, различать два типа субституции в зависимости от времени возникновения субституирующих органов. В одних случаях замещение происходит, повидимому, более или менее *синхронно* с постепенной редукцией атрофирующегося органа. Это имеется, например, у пиявок, где параллельно с редукцией кровеносной системы совершается морфологическое и физиологическое превращение целома в кровеносные каналы — *синхронная субституция*. В других случаях субституция происходит уже после атрофии замещаемого органа и, таким образом, становится *гетерохронной*. Так, можно думать, что мальпигиевы сосуды в некоторых случаях произошли уже после того, как атрофировались или до крайности редуцировались метанефридии. Это иллюстрируют *Xiphosura*, у которых нефридии уже сильно редуцированы, а мальпигиевых сосудов еще нет. Нам кажется весьма вероятным, что атрофия нефридиев сопровождается переходом экскреторной деятельности к стенкам кишечника, который, вообще, часто проявляет способность к выделительной функции. Таким образом некоторое время предки современных наземных *Arthropoda* могли существовать без специальных органов выделения. Лишь впоследствии на счет кишечника дифференцировались специальные выделительные выпячивания — мальпигиевы сосуды.

Другим примером гетерохронной субституции служат выделительные приспособления *Echinodermata*. Происходя от форм, обладавших нефридиями, *Echinodermata* утратили таковые, но еще не приобрели других, субституирующих органов выделения. Однако у некоторых специализованных голотурий (*Aroda*) на стенке полости тела вырабатывается серия вороночек, представляющих собой локализованные фагоцитарные органы. Эти органы несомненно сформировались значительно позже того, как *Echinodermata* утратили свои первоначальные органы выделения.

Таким образом в некоторых случаях эволюционный процесс известной системы органов протекает следующим путем: животная группа обладает хорошо дифференцированными и локализованными органами определенной функции → группа утрачивает данные органы, и соответствующая функция получает диффузное обслуживание (диффузная фаза) → группа приобретает новые локализованные органы иного строения, но той же функции (вторичная локализованная фаза).

Вопрос, который мы только что разбирали, подводит нас вплотную к другому крайне важному сравнительноанатомическому моменту, а именно к закону D o l l o. Закон этот говорит о необратимости эволюции: органы, редуцированные и исчезнувшие в процессе эволюции какой-нибудь группы животных, никогда не восстанавливаются, даже в тех случаях, когда группа возвращается к жизненным условиям, благоприятствующим развитию органов утраченного типа. В таких случаях утраченные органы субституируются другими, хотя и имеющими то же физиологическое значение. Так, у Polychaeta и тех Arthropoda (Crustacea), которые сохранили с самого начала водный образ жизни, для дыхания служат парараподиальные жабры, связанные своим происхождением с основанием конечности. Напротив, у Tracheata кожные жабры исчезли в связи с переходом к наземному образу жизни. У Tracheata же, вторично вернувшихся к водному образу жизни (личинки многих насекомых), снова развиваются кожные жабры, но они не имеют ничего общего с парараподиальными жабрами и возникают на самых различных местах тела, но не на конечностях. Закон D o l l o подтверждается и многочисленными другими примерами как среди беспозвоночных, так и среди позвоночных.

Закон D o l l o позволяет нам естественно перейти к некоторым закономерностям, наблюдаемым в отношении изменения *числа* гомологичных органов в процессе эволюции той или иной группы животных. Эти закономерности были точнее сформулированы Д о г е л е м (1936) под названием *правила олигомеризации*. Суть правила заключается в том, что эволюция и специализация различных групп Metazoa сопровождается постепенным уменьшением числа гомологичных органов. Среди 330 подобранных Д о г е л е м примеров изменения числа органов олигомеризация охватывает 86%, тогда как на увеличение числа гомологичных органов падает всего 14% случаев. Обычно олигомеризация сопровождается и некоторыми другими явлениями. Так, уменьшающиеся в числе гомологичные органы получают постепенно более определенное и притом точно фиксированное число и положение, тогда как у неспециализированных, более примитивных форм число и положение тех же органов не обнаруживают правильности и постоянства. Олигомеризация может вызываться разными причинами и осуществляться разными способами, приводя, однако, к одним и тем же результатам, т. е. к уменьшению первоначального числа гомологичных органов.

Способы осуществления олигомеризации: 1) чаще всего известная часть гомологичных органов просто атрофируется; 2) в некоторых, не особенно редких случаях имеет место олигомеризация посредством слияния однозначных органов воедино (например слияние парных глаз в непарный у Cladoscera); 3) третий путь состоит в выпадении известного числа гомологичных органов вследствие изменения их первоначальной функции (превращение у Triclada большей части яичников в желточники, превращение части эстетов в глаза у Placophora). Д о г е л ь приводит ряд примеров олигомеризации, взя-

тых из разных групп животных и для разных систем органов. Больше всего подвержены олигомеризации метамерные животные, а среди разных органов преимущественно экзосоматические, т. е. органы чувств, наружные придатки, выросты. Однако можно привести очень много примеров олигомеризации несегментированных животных и эндосоматических органов (нефридии, гонады и др.).

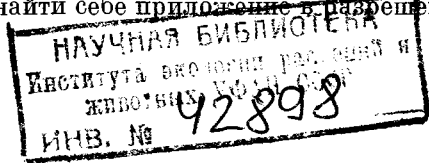
Но процесс олигомеризации в большинстве случаев предполагает предварительное состояние множественности органов. По мнению Догеля, в первичном своем состоянии многие органы закладываются во множественном числе (принцип множественной закладки органов), после чего эволюция данных органов и сопровождается их олигомеризацией. При закладке новых органов в процессе эволюции последние чаще всего закладываются в виде множества мелких, первоначально слабых, варьирующих в своем числе и неправильно расположенных образований. Множественными являются такие несомненные новообразования, как жаберные глаза *Branchioma* и других *Polychaeta*, мантийные глаза *Pecten* и *Arca*, эстеты *Plasiorhoga*, жаберные щели *Enteropneusta* и т. д. и т. д. Некоторые из примеров множественной закладки органов прекрасно иллюстрируют еще одну закономерность. А именно, естественно возникает вопрос, отражается ли начавшийся в каких-нибудь органах процесс олигомеризации на их физиологических заместителях, которые им не гомологичны и образуются вторично. Учитывая примеры замены ктенидиев адаптивными жабрами у *Gastropoda*, замену мозговых глаз жаберными у *Branchioma* и т. д., можно видеть, что влияние олигомеризации органов более древнего порядка на их заместителей отсутствует. Более поздно возникшие адаптивные жабры, например, сплошь и рядом имеются во множественном числе.

Особенно хороший пример разносторонней олигомеризации дает отряд пауков (*Araneina*).

По направлению от *Tetrapneumones* и, в частности, от *Lipisthiomorpha*, как наиболее примитивных пауков, к *Dipneumones* наблюдается постепенное уменьшение числа органов в четырех разных системах:

Отдельные элементы в системах органов	Tetrapneumones			Dipneumones	
	Lipisthiomorpha	Hypochilus	Прочие	Dipneumones s. str	Caponidae
Число легких	4	4	4	2	—
» паутинных бородавок . .	8	7	6—2	7—2	6
» коксальных пор	4	2	2	2	2
» остий сердца	10	8	8—6	6—4	4

Понятия о множественной закладке органов и об олигомеризации, по нашему мнению, могут найти себе приложение в разрешении



филогенетических вопросов, внося в филогенетические рассуждения новый критерий и повышая их объективность. В их освещении многие вопросы сравнительной анатомии и филогении приобретают большую определенность или, наоборот, настоятельно требуют пересмотра и проверки. Так, в вопросе о том, происходят ли Rhabdocoela от Polyclada, или, наоборот, пользуясь понятием олигомеризации, можно сказать, что либо Rhabdocoela ведут свое начало от обладающих множественными органами Polyclada, либо обе группы произошли независимо друг от друга; напротив, обратный переход от Rhabdocoela к Polyclada очень мало вероятен. На этом же основании мы более правильным считаем принимать жаберы Plасophora за настоящие ктении и допускаем возможным производить от них ктении прочих моллюсков уменьшением числа жабер (четыре у *Nautilus*, два у всех прочих моллюсков).

Не надо думать, что мы представляем себе олигомеризацию как процесс, непрерывно тянущийся от низших типов к высшим через эволюцию всего животного мира. Мы полагаем, что при эволюции одной крупной систематической группы животных в другую происходят значительные перестройки организации, ведущие к возникновению новых органов посредством их множественной закладки. Таким образом фонд множественных органов, а вместе с тем и возможность к их олигомеризации многократно обновляется в течение эволюции. Это особенно ясно иллюстрируется организацией самых низших хордовых, а именно Enteropneusta. Они дают крайне интересную картину новообразования полимерных органов, наслаивающихся на старую олигомерную основу. С одной стороны, мы находим у Enteropneusta всего три пары целомов с двумя парами выводных протоков. С другой стороны, у тех же Enteropneusta закладывается большое количество жаберных щелей, гонад и печеночных выростов кишки. Таким образом на основе трехсегментного строения вырабатывается многосегментная организация высших хордовых. Эта перестройка организации не сопровождается, однако, полимеризацией прежних органов, но проявляется в результате множественной закладки органов новообразующихся (жабры и т. д.). Enteropneusta интересны именно тем, что мы застаем их в период замены анцестрального олигомерного строения более поздним полимерным без одновременной полимеризации ранее имевшихся органов. Легко видеть, что правило олигомеризации прекрасно согласуется с законом Д о л л о.

Обратное явление — явление полимеризации встречается несравненно реже. К случаям полимеризации можно отнести полифарингию и наличие нескольких пенисов у отдельных видов Turbellaria, увеличение числа лучей у некоторых морских звезд (Brisingidae), умножение числа гонад в пределах одного членика у некоторых Cestodes и т. д. Однако большинство случаев полимеризации затрагивает отдельные роды или небольшие группы животных, тогда как олигомеризация известных органов сплошь и рядом охватывает целые классы и даже типы.

СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В целях облегчения ориентировки в книге считаю необходимым поместить систему беспозвоночных, которой я следовал в дальнейшем изложении.

ТИП PROTOZOA

Класс Mastigophora s. Flagellata

О т р я д ы: 1. Chrysomonadina (Coccolithophoridae, Silicoflagellata). 2. Cryptomonadina. 3. Dinoflagellata s. Peridinea. 4. Euglenoidina. 5. Chlo-
monadina. 6. Phytomonadina. 7. Protomonadina. 8. Polymastigina.
9. Hypermastigina. 10. Rhizomastigina

Класс Sarcodina

Подкласс Rhizopoda

О т р я д ы: 1. Амoеbina. 2. Thecamoebina s. Testacea. 3. Foraminifera

Подкласс Heliozoa

Подкласс Radiolaria

О т р я д ы: 1. Acantharia. 2. Spumellaria. 3. Nassellaria. 4. Phaeodaria

Класс Sporozoa

Подкласс Telosporidia

О т р я д ы: 1. Gregarinida. 2. Coccidia. 3. Haemosporidia

Подкласс Neosporidia

О т р я д ы: 1. Myxosporidia. 2. Actinomyxidia. 3. Microsporidia. 4. Sarco-
sporidia. 5. Haplosporidia

Класс Infusoria

Подкласс Ciliata

О т р я д ы: 1. Holotricha. 2. Spiotricha (подотряды: Heterotricha,
Oligotricha, Entodiniomorpha, Ctenostomata, Hypotricha). 3. Peritricha

Подкласс Suctoria

Подкласс Protociliata

ТИП SPONGIA s. PORIFERA

Класс Spongia

О т р я д ы: 1. Calcarea. 2. Triaxonida. 3. Tetraxonida. 4. Cornacuspongia.
5. Dendroceratida

ТИП COELENTERATA

Подтип Cnidaria

Класс Hydrozoa

Подкласс Hydroidea

О т р я д ы: 1. Hydrida. 2. Leptolida. 3. Trachylida

Подкласс Siphonophora

О т р я д ы: 1. Physophorida. 2. Calicophorida

Класс Scyphozoa

О т р я д ы: 1. Lucernariida. 2. Charybdeida. 3. Coronata s. Peromedusae.
4. Discomedusae

Класс Anthozoa

Подкласс Octocorallia

О т р я д ы: 1. Alcyonaria. 2. Gorgonaria. 3. Pennatularia

Подкласс Hexacorallia

О т р я д ы: 1. Actiniaria. 2. Madreporaria. 3. Zoantharia. 4. Antipatharia.
5. Ceriantharia

Подтип Ascidaria**Класс Ctenophora***Подкласс* TentaculataО т р я д ы: 1. Cydippea. 2. Tjalfiellidea. 3. Cestidea. 4. Bolinopsidea.
5. Platyctenea*Подкласс* Atentaculata

О т р я д: Beroidea

ТИП VERMES**Подтип Plathelminthes s. Platydes****Класс Turbellaria**

О т р я д ы: 1. Acoela. 2. Polyclada. 3. Alloecoela. 4. Triclada. 5. Rhabdocoela. 6. Temnocephala

Класс Trematodes*Подкласс* Monogenea

О т р я д ы: 1. Monopisthodiscinea. 2. Monopisthocotylinea. 3. Polyopisthocotylinea

Подкласс Digenea

О т р я д ы: 1. Gasterostomata. 2. Prosostomata

Класс Cestodes*Подкласс* Cestodaria

О т р я д ы: 1. Amphilinidea. 2. Gyrocotylinea

Подкласс CestodaО т р я д ы: 1. Tetraphyllidea. 2. Diphyllidea. 3. Tetrarhynchidea.
4. Pseudophyllidea. 5. Cyclophyllidea**Подтип Nemathelminthes****Класс Nematodes**

О т р я д ы: 1. Enoplata. 2. Chromadorata. 3. Desmoscolecata. 4. Monhysterata. 5. Anguillulata (подотряды: Anguilluloidea, Strongyloidea, Oxyuroidea, Spiruroidea, Filarioidea). 6. Ascaridata. 7. Dioctophymata. 8. Trichinellata

Класс Nematomorpha

О т р я д ы: 1. Gordioidea. 2. Nectonematoidea

Класс Acanthocephala**Класс Kinorhyncha****Подтип Nemertini****Класс Nemertini**

О т р я д ы: 1. Palaeonemertini (Protonemertini и Mesonemertini). 2. Heteronemertini. 3. Hoplonemertini

ДОПОЛНЕНИЕ К НИЗШИМ ЧЕРВЯМ**Класс Rotatoria****Класс Gastrotricha****Подтип Annelides****Класс Archannelides****Класс Polychaeta**О т р я д ы: 1. Errantia (подотряды: Amphinomorpha, Nereimorpha).
2. Sedentaria (подотряды: Spiomorpha, Drilonomorpha, Terebellomorpha, Serpulimorpha)

Класс Oligochaeta**Класс Hirudinea**

Отряды: 1. Acanthobdellida. 2. Rhynchobdellida. 3. Arhynchobdellida

Класс Echiuridea**ДОПОЛНЕНИЕ К КОЛЬЧАТЫМ ЧЕРВЯМ****Класс Gephyrea****Класс Priapulida****Подтип Vermidea (Prosoprygia)****Класс Gephyrea****Класс Bryozoa**

Отряды: 1. Gymnolaemata 2. Phylactolaemata

Класс Brachiopoda

Отряды: 1. Ecardines. 2. Testicardines

ДОПОЛНЕНИЕ К ЧЕРВЕОБРАЗНЫМ**Класс Phoronidea****ТИП ARTHROPODA****Подтип Branchiata****Класс Crustacea****Подкласс Entomostraca**

Отряды: 1. Branchiopoda (подотряды: Euphyllopoda, Cladocera). 2. Ostracoda. 3. Copepoda. 4. Branchiura. 5. Cirripedia (подотряды: Thoracica, Rhizocephala)

Подкласс Malacostraca

Отряды: 1. Leptostraca. 2. Anaspidacea. 3. Mysidacea. 4. Cumacea. 5. Tanaidacea. 6. Isopoda. 7. Amphipoda. 8. Euphausiacea. 9. Decapoda (подотряды: Macrura, Anomura, Brachyura). 10. Stomatopoda

Класс Trilobita**Класс Palaeostraca s. Merostomata**

Отряды: 1. Xiphosura. 2. Gigantosthraca

Класс Arachnoidea

Отряды: 1. Scorpionidea. 2. Pedipalpi. 3. Solpugidea. 4. Pseudoscorpionidea. 5. Palpigradi. 6. Phalangidea. 7. Araneina (подотряды: Tetraneumones, Dipneumones). 8. Acarina

ДОПОЛНЕНИЕ К ПОДТИПУ BRANCHIATA**Класс Pantopoda****Класс Tardigrada****Класс Pentastomida****Подтип Tracheata****Класс Protracheata**

Класс Myriapoda

Отряды: 1. Chilopoda. 2. Diplopoda. 3. Pauropoda. 4. Symphyla

Класс Insecta**Подкласс Apterygota**

Отряды: 1. Protura. 2. Collembola. 3. Diplura. 4. Thysanura

Подкласс Pterygota

Отряды: 1. Odonata. 2. Ephemeroptera. 3. Blattodea. 4. Mantodea. 5. Isoptera. 6. Orthoptera. 7. Phasmodea. 8. Plecoptera. 9. Thysanoptera. 10. Mallophaga. 11. Anoplura. 12. Homoptera. 13. Hemiptera. 14. Coleoptera. 15. Aphaniptera. 16. Neuroptera. 17. Diptera. 18. Hymenoptera. 19. Trichoptera. 20. Lepidoptera и ряд мелких отрядов

ТИП MOLLUSCA**Класс Amphineura**

Отряды: 1. Placophora. 2. Aplacophora (Solenogastres)

Класс Gastropoda

Отряды: 1. Prosobranchia (подотряды: Diotocardia, Monotocardia). 2. Pulmonata (подотряды: Basommatophora, Stylommatophora.) 3. Opisthobranchia (подотряды: Tectibranchia, Nudibranchia)

Класс Lamellibranchia

Отряды: 1. Protobranchia. 2. Filibranchia. 3. Eulamellibranchia. 4. Poromyacea (Septibranchia)

Класс Scaphopoda**Класс Cephalopoda**

Отряды: 1. Tetrabranchiata. 2. Dibranchiata (подотряды: Decapoda, Octopoda)

ТИП ECHINODERMATA**Подтип Pelmatozoa****Класс Crinoidea****Класс Cystoidea**

Отряды: 1. Rhombifera. 2. Diploporita

Класс Blastoidea**Класс Erdiaosterioidea****Подтип Eleutherozoa****Класс Asteroidea****Класс Ophiuridea****Класс Echinoidea****Подкласс Regularia****Подкласс Irregularia**

Отряды: 1. Clypeastroidea. 2. Spatangioidea

Класс Holothurioidea*Подкласс Pedata**Подкласс Apoda***ТИП CHORDATA*****Подтип Hemichorda*****Класс Enteropneusta****Класс Pterobranchia*****Подтип Tunicata (Urochorda)*****Класс Appendiculariae (Copelata)****Класс Ascidiae**

О т р я д ы: 1. Monascidiae. 2. Synascidiae. 3. Ascidiae salpaeformes (Luciae)

Класс Salpae

О т р я д ы: 1. Desmomyaria. 2. Cyclomyaria

Подтип Vertebrata

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Стараясь провести классификацию покровных элементов, мы естественнее всего можем разбить их сначала на: 1) типичный эпителий и 2) эпителий модифицированный — продукт видоизменения типичного. Рассматривая эти два типа в порядке их возникновения, надо прежде рассмотреть типичный эпителий, ибо второй тип покровов является результатом позднейшего изменения первого типа.

ТИПИЧНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

В громадном большинстве случаев эпителий беспозвоночных однослоен, чем он очень резко отличается от такового позвоночных, где только у личинок *Amphibia* эпителий двуслоен, обыкновенно же он многослоен. Наоборот, у беспозвоночных формы с многослойным эпителием составляют исключение.

Однослойный эпителий

Взгляд на происхождение *Metazoa* от колониальных жгутиконосцев заставляет нас считать из разнообразных форм однослойного эпителия за наиболее первичный эпителий — мерцательный; то же подтверждается и личиночными стадиями многих *Spongia*, *Coelenterata*, *Vermes* и *Echinodermata*, покровы которых в стадии бластулы и гастролы часто обнаруживают названный признак, отсутствующий у них во взрослом состоянии.

Мерцательный эпителий. Отыскивая наиболее примитивную форму мерцательного эпителия среди беспозвоночных, мы должны обратить внимание на такие формы, где эпителиальные клетки снабжены всего одним мерцательным волоском, больше всего напоминая этим отдельную особь *Mastigophora*, иначе говоря — поискать среди животных формы со жгутиковым эпителием.

Жгутиковый эпителий. *Сплошной жгутиковый эпителий.* У взрослых животных эта форма покровов почти нигде у беспозвоночных не найдена, однако, личинки кое-где обнаруживают таковую. Подобные отношения мы находим у бластул гидромедуз (*Aeginopsis*, рис. 1, А, по Мечникову, 1886) и, повидимому, у некоторых кораллов. Жгутиковый эпителий (рис. 1, В) образует стенки бластулы голотурий (*Holothuria*, по Selenka, 1886). Очень типичный жгутиковый покров обнаруживают затем личинки губок, например *Leucosolenia reticulata*, по Minchin. Впрочем у губок часть этих жгутиковых клеток превращается впоследствии в хоаноциты эндодермы, и вообще губки при запутанности вопроса об их зародышевых пластах представляют пример не столь удачный.

Весьма возможно, что сплошной жгутиковый покров будет еще обнаружен и у ряда других животных в личиночном состоянии, ибо тонкая гистология наиболее молодых стадий еще не достаточно хорошо изучена, и жгутиковый эпителий может быть иногда смешан с обыкновенным — ресничным.

Наибольшее морфологическое сходство с клеткой жгутиконосцев удалось найти в клетках бластул губок (*Nath*), где основание жгутика вступает в тесную связь с центральным тельцем при помощи особой корневой нити. Относительно взрослых стадий, обладающих сплошным жгутиковым эпителием, следует отметить указание *Nath* (1885) на морских звезд.

Частичный жгутиковый эпителий может быть либо в виде отдельных участков на теле, либо в виде жгутиковых венчиков, либо в виде мастигоцитов, разрозненно разбросанных среди иного рода эпителия. Пример первого рода дают нам личинки некоторых губок типа *Sycon*; амфибластула *Sycandra raphanus* (рис. 2 А) наполовину состоит из жгутиковых, наполовину из простых кубических клеток (Ф. Е. Schulze, 1875). Отдельно разбросанные в эпителии жгутиковые клетки встречаются у взрослых особей беспозвоночных преимущественно у низших групп. Так, можно указать на жгутиковые клетки, окружающие

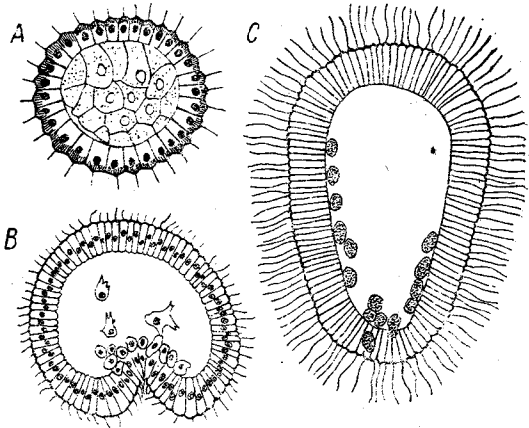


Рис. 1. А — личинка медузы *Aeginopsis*; В — бластула *Holothuria*; С — личинка губки *Clathrina blanca* (А — по Мечникову, В — по Зеленка, С — по Минчину).

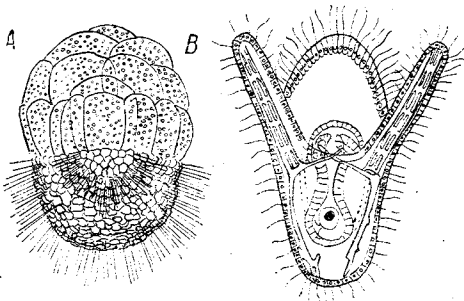


Рис. 2. А — личинка амфибластула губки *Sycandra raphanus*; нижняя половина состоит из жгутиковых клеток; В — личинка морского ежа *Echinocyatius* с жгутиковым эпителием (А — по Ф. Шулце, В — по Теелю).

основаниястатоцистов у гидромедуз (*Rhopalonema*). Братья R. и O. Hertwig (1879) описывают у актиний среди обыкновенных ресничных клеток эпителия так называемые «чув-

ствительные клетки», которые имеют вытянутую, почти нитевидную форму и заканчиваются длинным чувствительным волоском. Хотя этот волосок и лишен способности мерцать, мы все же склонны рассматривать его, как измененный жгутик, что тем более вероятно ввиду присутствия в эндодерме этих животных типичных жгутиковых клеток. Эпителий глотки актиний целиком слагается из типичных жгутиковых клеток. Аналогичные чувствительные клетки описал у *Stenophora* в эпителии Hertwig (1880). Они встречаются и в типе червей, где у *Turbellaria* во многих местах среди ресничных клеток выделяются клетки с одиночными гораздо более длинными «жгутиковыми волосками», как их называет Wilhelm (1913).

Этот эпителий в развитии (например *Echinoidea*) сохраняется и надолго после стадии бластулы, вплоть до вполне сформированного *pluteus* (рис. 2, B). Данный случай особенно интересен потому, что взрослые *Echinodermata* одеты в значительной мере ресничным эпителием, так что здесь представляется возможным проследить, когда и каким образом у одного и того же животного более примитивный род мерцательного покрова сменяется более новым. По Hamann (1885) у *Asteroidea* и во взрослом виде эпителий состоит из жгутиковых клеток.

Относительно частичного жгутикового покрова в виде жгутиковых венчиков данные имеются, но требуют дальнейшей проверки. Эти данные касаются, главным образом, различных личинок типа трохофоры. У личинок некоторых моллюсков изображаются и описываются либо один, либо несколько экваториальных колец клеток, несущих длинные жгутики. То же следует сказать и относительно личинок многих Bryozoa. Аналогичные сведения можно получить и относительно *Annelides Polychaeta*. Однако во всех таких случаях надо быть осторожным, ибо здесь очень легко может иметь место смешение с ложными жгутиками, представляющими продукт слияния пучка отдельных ресниц. А такое более или менее прочное слияние группы ресниц относится к явлениям очень обыкновенным в животном царстве. Достаточно указать на слияние концов групп ресничек на мерцательных клетках эпителия актиний (бр. Hertwig), на некоторые клетки органов чувств *Nemertini*, на большой теменной султан ресниц пилидии, компоненты которого сливаются в один жгут, и т. д.

Ресничный эпителий. *Сплошной ресничный эпителий* в противоположность жгутиковому, отнюдь не представляет редкости, так что целые группы животных являются его обладателями. Помимо многих случаев сплошного ресничного эпителия у бластул и гаструл червей и моллюсков таковым характеризуются целые классы *Turbellaria*, *Nemertini*. У *Turbellaria* ресничный эпителий покрывает либо все тело без исключения, либо на спинной стороне (у *Triclada*) ресницы могут исчезать, но в таких случаях ресничный покров имеется на постэмбриональных стадиях, а также может быть вызван к жизни при регенерации. Очень типично устроены ресничные клетки эпи-

теля Nemertini (рис. 3, А). Воронкообразные клетки несут на своем расширенном наружном конце пучок явственных ресниц, которые снабжены особым базальным аппаратом. А именно, каждая ресница продолжается внутрь клетки в ножку, которая может быть разбита на пуговку, палочку и соединительный отдел; за этими палочками тело клетки продольно исчерчено, — как будто основания ресниц

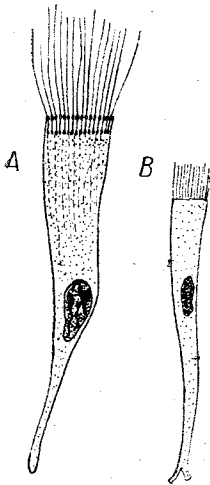


Рис. 3. А — мерцательная клетка из эпителия немертины *Cerebratulus*; В — мерцательная клетка из эпителия актиний (А — по Бюргеру, В — по О. и Р. Гертвигам).¹

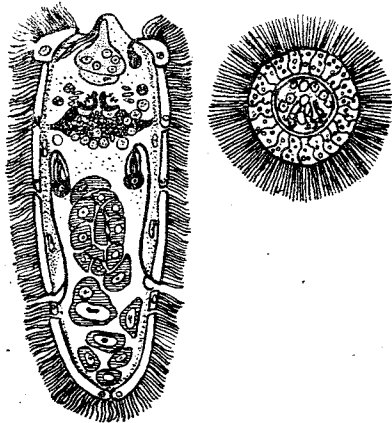


Рис. 4. Слева — мирацидий печеночной двуустки. Снаружи одет сплошным мерцательным эпителием. Внутри видны х-образный глазок, ганглий, два (черных) протонефридальных канальца, зародышевые клетки; справа — мерцательная личинка лентеца *Diphyllobothrium* (по Ортману и по Шауинсланду).

продолжаются и далее вглубь. Взрослые Trematodes и Cestodes лишены сплошного ресничного эпителия, но личинки многих Trematodes — мирацидии и шестикрючные личинки ряда Cestodes (Pseudophyllidea, рис. 4) — сплошь покрыты ресничками. Более или менее сплошной мерцательный покров имеют все Echinodermata, а также группа Nudibranchia из моллюсков. Да и у прочих моллюсков тело на тех местах, где оно не покрыто раковиной, более или менее сплошь одето мерцательным эпителием. Наконец у многих Coelenterata, например актиний, мерцательные клетки тоже составляют главную часть эпителия всего тела (рис. 3, В). Интересно, что сплошной ресничный эпителий встречается даже у представителей высшего типа животных, именно у Enteropneusta, среди хордовых, где он состоит из длинных цилиндрических мерцательных клеток.

Частичный ресничный эпителий образует на теле либо сплошные участки, либо ресничные клетки разбросаны на теле пооди-

ночке. Как на наиболее яркие примеры первого укажем: многих *Turbellaria Triclada* с мерцающей брюшной стороной тела, брюшную мерцательную полосу у *Archiannelides* и мерцательный покров рудиментарной ноги *Aplасophora* и ноги вообще у ползающих моллюсков. Эти примеры показывают, что на поверхности участков тела, прилегающих при ползании к субстрату, часто сохраняется ресничный эпителий. Другими участками тела, где сохраняется мерцательный эпителий, являются выросты головного отдела — щупальца и т. п., на которых ресничный эпителий служит для подгона мелкой взвешенной пищи ко рту и для дыхания. Таков мерцательный эпителий щупалец у *Temnoserphala*, головная лопасть некоторых *Oligochaeta* (*Aelosoma*, *Ctenodrilus*), околоротовые щупальца всех *Prosopygia* (*Gephyrei*, *Bryozoa*, *Brachiopoda*), нижняя, обращенная ко рту, сторона хобота у *Echiurida*, мерцательные бороздки щупалец *Terebellidae* и др. Многие из этих образований имеют, кроме того, и функцию кожных жабр, причем в таких случаях ресничный эпителий несет и другую функцию — установления постоянного тока воды у поверхности жабр. Что это так, доказывается строением эпителиа настоящих жабр, каковы, например, жабры моллюсков. Обыкновенно жабры несут ресничный эпителий более сильно развитый, чем на остальном теле, например ктении *Amphineura*, или кожные жабры некоторых *Annelides Polychaeta*.

В других случаях, однако, ресничные клетки могут быть заброшены более или менее по всему телу, как, например, у многих *Polychaeta*. Любопытно при этом, что подобно жгутиковому эпителию и ресничные клетки с их ресницами могут утрачивать свою первичную функцию, превращаясь в чувствительные элементы. Так, у тех же *Polychaeta* нередко наблюдаются клетки с неподвижными волосками (чувствительные клетки в боковых органах *Capitellidae* и *Scalibregmidae* и т. п.), которые принимаются за чувствительные. Однако, по всей видимости это — модифицированные обычные ресничные клетки, как можно видеть из того факта, что, по *Pierantoni* (1908), у *Protodrilus* чувствительные волоски могут совершать медленные биения.

Наконец, нередко на теле животных довольно сильно развит ресничный эпителий на протяжении одного или нескольких мерцательных венчиков, или шнуров. В громадном большинстве случаев мерцательные венчики составляют принадлежность личинок, их можно определенно относить к числу временных, провизорных личиночных органов животного. При этом ресницы венчиков обыкновенно развиты гораздо сильнее прочих ресничек того же животного. Повидимому в ходе филогенеза венчики выработались сначала из сплошного ресничного покрова, и часто этот покров и сохраняется в течение всей личиночной жизни наряду с венчиками. Такие случаи относятся тем самым к предыдущему параграфу и имеют место преимущественно у животных, обладающих и во взрослом состоянии сплошным ресничным эпителием. Таковы, например, мюллеровская личинка морских *Polyclada*, пилидий *Nemertini*, торнария *Enteropneusta*.

pneusta и т. д. Впрочем и у таких форм, которые во взрослом виде обладают лишь частичным ресничным эпителием, личинки долгое время сохраняют наряду с венчиками длинных ресниц и общий мелкий ресничный покров, — таковы трохофоры *Yoldia* (рис. 5). Однако чаще, по мере дифференцировки венчиков, общий ресничный покров исчезает, и мы наблюдаем личиночные формы, относящиеся к данному параграфу. Таковы, в особенности, самые различные личинки *Vermes* и *Mollusca* трохофорного типа. Яркую картину постепенной смены общего мерцающего покрова тремя и затем большим количеством ресничных венчиков дает нам развитие *Protodrilus* по *Pierantoni* (рис. 6). То же относится к личинкам *Polychaeta*, *Mollusca Gastropoda* и *Lamellibranchiata* (например *Teredo*), мшанок (*Bryozoa*), *Gephyrei* (*Sipunculus*) и др. Известная закономерность нахождения мерцательных колец длинных ресниц, почти исключительно у личинок, находит себе биологическое объяснение. Мы находим их у личинок, живущих в планктоне, в свободноплавающем состоянии. Венчики появляются в то время, когда личинки увеличились в объеме и весе настолько, что мелкие реснички общего ресничного покрова blastулы и гастролы уже не могут их поддерживать, а между тем органы движения взрослого животного (параподии, нога и т. п.) еще не развились. Для сохранения на этот период за личинкой способности к поступательному движению в воде и вырабатываются шнуры особо крупных ресниц, функциони-

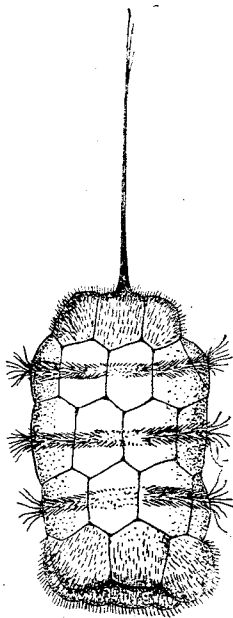


Рис. 5. Личинка пластинчатожаберного моллюска *Yoldia* с трехвенчатым султаном, тремя венчиками крупных ресниц и многочисленными мелкими ресницами (по Д-р ю).

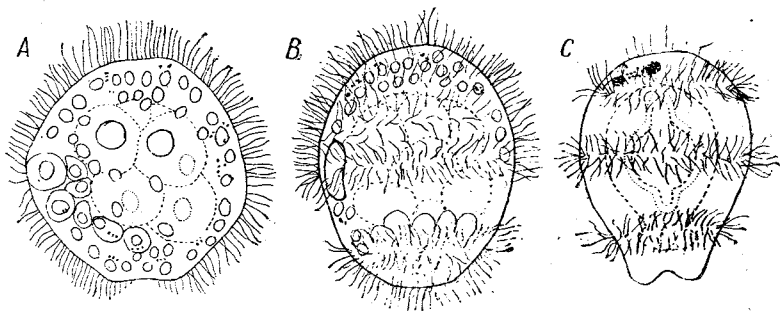


Рис. 6. Три стадии развития кольчатого червя *Protodrilus*; иллюстрация постепенного перехода сплошного мерцательного покрова (А) в частичный (С) (по Пьерантони).

рующих в виде сотен миниатюрных весел. При дальнейшем росте животного могут быть два пути, сходных, однако, в том, что они приводят к исчезновению шнуров у взрослой особи: 1) либо при сохранении животным того же образа жизни, — плавающего, как у личинки, функцию плавания принимают на себя какие-нибудь новообразующиеся придатки тела: широкие параподии *Tomopteris*, килевидный плавник *Pterotrachea*, измененная в виде двух крыльев нога Pteropoda; венчики же более не удовлетворяют потребности в плавании, ввиду своей слабости при увеличившемся объеме тела; 2) либо животное, вырастая, опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни, при котором венчики ресниц в качестве органов движения утрачивают свою целесообразность.

К тем редким случаям, когда мерцательные венчики имеются у взрослых особей, должны быть отнесены прежде всего Rotatoria, целый класс типа червей. Покрытое хитиновой кутикулой тело этих животных лишь на переднем конце имеет два венчика (trochus и singulum), отвечающих преоральному и посторальному венчикам личинки трохофоры. Здесь этот факт находит себе объяснение в микроскопических размерах коловраток, при которых энергия, продуцируемая ресничками, вполне достаточна для продвижения в воде. Дают этому и филогенетическое толкование, определяя Rotatoria как неотенических личинок Polychaeta. Венчики Rotatoria лишь в очень редких случаях сохраняют вид правильных колец (например *Trochosphaera aequatorialis*). Обыкновенно края венчиков изрезаются в лопасти (четыре лопасти *Melicerta*) или даже длинные отростки (*Stephanoceros*), чем форма венчиков сильно изменяется.

Отдельные случаи нахождения ресничных колец у взрослых особей констатированы у различных Annelides. Сначала они обнаружены были почти исключительно у Archiannelides и нескольких близких к ним форм простой организации (*Dinophilus*, *Ophryotrocha*). Так, у различных видов рода *Protodrilus* каждый сегмент несет правильный двойной венчик ресниц, а головной — даже два двойных венчика — преоральный и посторальный, ведущих свое начало непосредственно от венчиков трохофоры. Венчики имеются и у одного вида *Polygordius*. При внимательном ознакомлении с литературой Л ю б и щ е в у (1912), однако, удалось убедиться в том, что венчики имеются и у высших представителей Polychaeta. Этот факт имеет то значение, что им устраняется один из признаков, в которых видели доказательство примитивности Archiannelides. Мы не можем теперь формулировать, что среди Annelides некоторые примитивные формы имеют венчики ресниц, а можем лишь утверждать, что некоторые представители морских Annelides сохраняют от личиночных стадий характерные для трохофоры венчики, а другие — нет, и только.

Совершенно специальный случай частичного мерцательного покрова представляет собой класс Stenophora, где мерцательный покров имеет очень оригинальное строение. Помимо мелких ресничных клеток, усеивающих многие участки тела, у гребневиков имеется

хорошо развитой аппарат особых длинных ресниц, при помощи которых животное плавает. Он состоит из восьми меридиональных рядов крупных клеток, снабженных так называемыми «гребными пластинками». Каждая пластинка (рис. 7, В) имеет вид тонкого листочка, вытянутого в узкий прямоугольник, прозрачного, основанием своим прикрепленного к клетке, тогда как конец прямоугольника расщеплен на серию волокон, напоминая собой частый гребень. В одну пластинку сливаются все ресницы не только одной клетки, но целой группы клеток, образующих так называемую подушечку (рис. 7, А). Реснички *Stenophora* относятся к самым длинным во всем животном царстве, достигаая 2, 3, а иногда и 5 миллиметров. Напомним, что аналогичное слияние ресниц известно и у простейших, где у инфузорий таким способом возникают околоротовые мембранеллы и ундулирующие перепонки. Физиологическое значение такого слияния несомненно и заключается в усилении действия (гребного) слившегося ряда ресниц по сравнению с рядом ресниц, остающихся разрозненными. Такая тенденция к более или менее прочному соединению тонких двигательных выростов тела в цельную двигательную плоскость повсюду выражена в животном царстве: достаточно указать на соединение при помощи зацепков (*hamuli*) отдельных веточек пера у птиц. Вообще у *Stenophora* ресничный эпителий играет важную роль в органогенезе, как это мы увидим при описании органов чувств (аборальный орган). При этом и там ресницы сливаются вместе, что ставят в возможную связь с быть-может общим обилием в организме *Stenophora* клейких веществ; это сказывается, между прочим, в развитии в их эпителии коллобластов — клейких клеток, служащих для захвата добычи. Эта клейкость и приводит к склеиванию ресниц.

Суммируя все сказанное относительно мерцательного эпителия, мы находим, что сплошной или частичный мерцательный эпителий встречается у водных животных, относящихся к самым различным типам животного царства, и притом таким, которые обладают слабой кутикуляризацией покровов, — поэтому мы не находим его ни у *Nematodes*, ни у *Arthropoda*.

Обыкновенный эпителий

Под таковым я разумею плоский, кубический или цилиндрический эпителий, клетки которого лишены мерцательных отростков и на своей свободной поверхности либо более или менее кутикуляри-

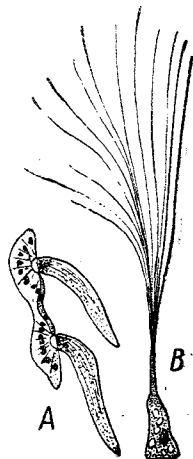


Рис. 7. А — эпителиальные подушечки с гребными пластинками гребневика *Eucharis*; В — мерцательная клетка из гребной пластинки гребневика *Euchlora* (из Деляжа).

зованы, либо лишены такой полярной дифференцировки. Подобного рода эпителий крайне широко распространен в животном царстве, и строение его настолько просто, что можно на описание его не тратить много времени, за исключением тех случаев, где он в чем-либо отступает от нормы.

Клетки эктодермы губок (*Spongia*), по описанию исследователей (*Leidenfeld*, 1885), представляют собой ясно выраженный плоский эпителий из многоугольных клеток, от внутренней поверхности которых, обращенной к мезоглее, может отходить тонкий плазматический отросток. Однако, судя по рисункам, строение их не так просто и, вероятно, совпадает с таковым эпителия у *Ostocorallia*, известного нам по очень тщательным наблюдениям *Касьянова* (1908). Плоский эпителий этих последних состоит из грибовидных клеток, шляпка которых есть само тело клетки, а от него эксцентрически отходит в глубину эктодермы толстый, часто раздваивающийся* отросток, с постепенно утончающимися ветвями (рис. 8, А). У прочих *Coelenterata* эпителий обычно имеет форму цилиндрического, состоя либо из простых призматических клеток, либо из эпителиально-мышечных, с мускульным тангентальным базальным выростом; о значении их будет говориться в главе о мускульной ткани.

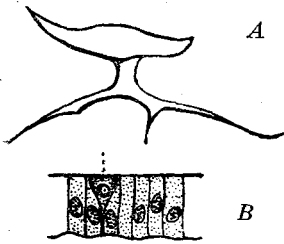


Рис. 8. Вверху — эпителиальная клетка *Ostocorallia*; внизу — эпителий пиявки *Acanthobdella* (А — по *Касьянову*, В — по *Ливанову*).

Однако на определенных, различных у разных форм местах тела клетки эпителий могут более или менее уплощаться, переходя в кубические и даже в совсем плоские. Таковы клетки на щупальцах гидроидных полипов, на некоторых местах зонтика медуз и т. д. У *Stenophora* с ресничными клетками перемешаны обыкновенные цилиндрические эпителиальные. Обыкновенный эпителий образует главную часть покровов *Annelides* (начиная с *Archiannelides*) *Chaetopoda*. У наиболее примитивных пиявок (*Acanthobdella*, по *Ливанову*, 1905) имеется типичный цилиндрический эпителий (рис. 8, В), покоящийся на опорной пластинке, у других *Hirudinea* основания эпителиальных клеток впячивают внутрь эту пластинку, более или менее уходя под общую границу эпителия и нарушая его правильность. Между прочим у *Acanthobdella* мы очень ясно наблюдаем на вырезах между кольцами переход от цилиндрических клеток к плоским.

Это явление перехода высокого эпителия в плоский наблюдается и во многих других аналогичных случаях: на границах сегментов у разных кольчатых червей и членистоногих, на границах члеников конечностей у *Arthropoda* и т. п. Во всех этих примерах дело идет об органах и частях тела, которые закладываются цельными и лишь впоследствии расчленяются путем образования кольцевых вдавлений, пережимов и т. п. При этом эпителий сначала одинаково высок на всем протяжении тела, но при образовании пограничных складок

в соответствующих местах поверхность тела значительно увеличивается, что и заставляет клетки эпителия растягиваться в тангентальном направлении и становиться более плоскими (рис. 9, А, С). Такое же уплощение эпителия нередко происходит от аналогичной причины на поверхности быстро растущих органов или на местах регенерации, при затягивании ран. Не успевая достаточно быстро делиться, эпителиальные клетки уплощаются для полного покрытия поверхности соответствующего участка тела.

Обыкновенный же эпителий, преимущественно цилиндрический, покрывает собой большую часть тела, кроме щупалец, *Gephyrei* (Метальников, 1900, у *Sipunculus*), *Echiurida*, *Bryozoa*. У *Brachiopoda* вся свободная поверхность тела мерцает, но части, прикрытые раковиной, естественно, одеты обыкновенным эпителием. *Mollusca* и *Echinodermata* малой кутикуляризацией покровов и строением эпителия очень напоминают *Vermes*. У обоих этих типов там, где эпителий не ресничный, он является типичным обыкновенным. Среди *Echinodermata* мы наблюдаем таковую у *Holothurioidea* и *Ophiuroidea*, где, однако, границы между клетками плохо различимы. У *Mollusca* обыкновенным эпителием разной высоты одеты прежде всего участки тела, покрытые раковиной, т. е. особенно наружная стенка мантии, но также и много других мест на теле.

Крайне распространен обыкновенный эпителий у всех *Arthropoda*, где сильная кутикуляризация покровов сама по себе исключает возможность присутствия на эпителии жгутиков и ресничек.

Находящаяся под слоем хитина так называемая «типодерма» *Crustacea*, *Arachnoidea* и *Insecta* в большинстве случаев состоит из однослойного эпителия с довольно ясными границами клеток. Высота клеток чрезвычайно варьирует: от совсем плоской до вытянутой в ниточку, как это мы имеем, например, в жаберной крышке *Potamobius* (по С. Schneider, 1908).

Наконец, у *Tunicata* среди хордовых эпителий имеет подобный же характер, варьируя от плоского у *Doliolum* до кубического у *Oikopleura* и высокого, призматического, у салы.

По своему происхождению обыкновенный эпителий представляет собой дериват мерцательного. Следы происхождения от него некоторые авторы видят в строении краевой каемки цилиндрического эпителия многих животных, продольная исчерченность которой как бы указывает на бывшее присутствие здесь ресничек.

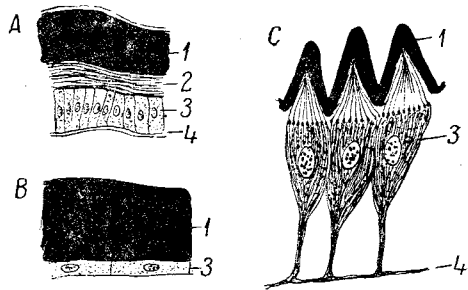


Рис. 9. Эпителий различных насекомых. А — кожа саранчи *Locusta*; В — кожа ноги осы; С — кожа гусеницы (А и В — по Насонову, С — по Гольмгрену).

1 — наружные слои хитина; 2 — глубокие слои хитина; 3 — эпителий; 4 — intima.

Многослойный эпителий

Нахождение подобного эпителия у беспозвоночных вообще представляет собой вопрос спорный. Долгое время Enteropneusta считались обладателями такового, однако, в настоящее время большинство авторов сходится на том, что толстый эпителий этих низших хордовых слагается из одного лишь слоя очень узких и высоких цилиндрических клеток, ядра которых лежат на разных уровнях, что и заставляло раньше думать о многослойном эпителии. В подобного же рода погрешность впадают, вероятно, и ученые, описывающие у разных червей (например С о к о л о в, 1911, у *Stenodrilus*) уже не сплошной многослойный эпителий, а местные многослойные утолщения эпидермы. Наконец уже бесспорную в этом смысле группу образуют Chaetognatha. Как по данным Hertwig (1880), так и Grassi (1889), эпителий Chaetognatha состоит из нескольких слоев полигональных плоских клеток с зазубренными краями. Количество слоев варьирует у разных видов и у одной и той же особи от пяти-шести на шее до одного слоя на концах плавников. Особенно толст эпителий у *Spadella draco*, где клетки его своей толстой оболочкой и межклеточными узловыми пространствами походят на растительные. Дифференцировки на *stratum corneum* и *stratum malpighii* нет.

МОДИФИЦИРОВАННЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

Модификации эпителия, встречаемые, главным образом, в типе Vermes, могут идти в разных направлениях, соответственно с чем мы устанавливаем следующие две категории.

Погруженный эпителий, или субкутикулярный слой

Долгое время оставалось загадочным строение покровов Trematodes и Cestodes, которые представляют следующую картину. К довольно толстой, плотной и интенсивно красящейся кутикуле почти непосредственно прилегает соединительнотканная базальная перепонка, за которой следуют слои кольцевых и продольных мышц. Никакого эпителия под кутикулой обнаружить не удастся, и только значительно глубже, в кожно-мускульном мешке, между кольцевыми и продольными волокнами наблюдаются какие-то грушевидные разбросанные клетки, при помощи тонких ветвящихся отростков соединенные с кутикулой. Основываясь на подобном строении стенок тела, Schneider (1873) высказал убеждение в том, что эти черви утратили вследствие своего паразитического образа жизни эпителий, а кутикула их соответствует базальной мембране Turbellaria. Такой взгляд встретил сочувствие со стороны многих знатоков Platodes, причем вышеуказанным клеткам нередко (Walter, 1885) придавалось значение кожных желез. Только в 1895 г. К о в а л е в с к и й, а позднее Г р о н к о в с к и й, 1896, у Trematodes

todes и Blochmann, 1902, у Cestodes удовлетворительно объяснили строение их кожных покровов. Кутикула соответствует кутикулярным образованиям других Vermes и представляет собой производное эпителия, а самый эпителий образует те грушевидные клетки, глубоко залегающие в паренхиме, которые считались кожными железами (рис. 10). Существенная модификация, испытанная эпителием Trematodes и Cestodes, заключается в том, что клетки его главной своей частью, содержащей ядро, по-

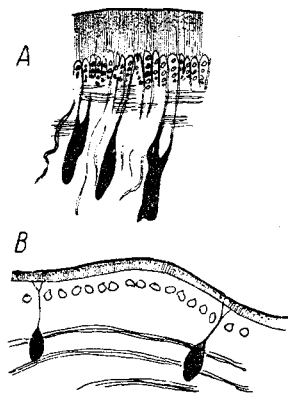


Рис. 10. А — разрез через кожу ленточного червя *Ligula*; погруженные в паренхиму эпителиальные клетки зачернены, ряды кружков и горизонтальных полосок обозначают кольцевые и продольные мышечные волокна; В — то же у *Dicrocoelium lanceatum* (А — по Блохману, В — по Гронковскому).

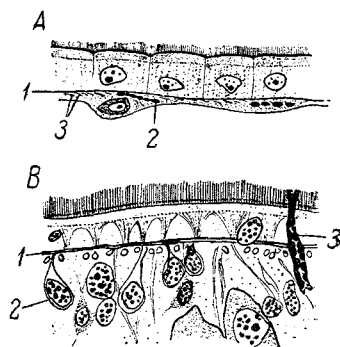


Рис. 11. Эпителий Turbellaria. А — эпителий *Collastoma eremitaе*.

1 — основная перепонка; 2 — продольные мышцы; 3 — кольцевые мышцы.

В — эпителий *Aphanostoma sanguinicola*.

1 — основная перепонка; 2 — эпителиальные клетки, погруженные в паренхиму; 3 — выводной проток одноклеточной слизистой железы (по Беклемышеву).

грузились более или менее глубоко под базальную мембрану, сохраняя связь с кутикулой лишь при помощи тонких разветвленных ножек. Интересно, что ход этого погружения можно проследить на ближайших предках Trematodes — турбелляриях. У большинства Turbellaria, как мы знаем, имеется типичный ресничный эпителий (рис. 11, А). Однако у комменсалистов из семейства Bdellouridae и у некоторых паразитических Acoela (*Aphanostoma*) основные части клеток с ядрами — иногда не все, а иногда во всем эпителии сплошь — уходят более или менее глубоко в паренхиму, оставляя на периферии лишь наружную часть клетки с ресничками (рис. 11, В). То же явление, проведенное более полно, имеет место у Trematodes и Cestodes. Другая особенность «погруженного эпителия» некоторых Trematodes — в том, что его клетки расставлены друг от друга, что лучше всего можно видеть на рисунке разреза через кожу *Dicrocoelium lanceatum*, данного Гронковским (рис. 10, В). Кроме вышеописанных форм присутствие погруженного эпителия, но го-

раздо менее измененного и с более короткими ножками, установлено Федотовым (1915) для *Protomyzostomum* из Annelides (рис. 12, А).

В общем можно сказать, что наклонность к погружению эпителия наблюдается преимущественно у паразитических форм.

Синцитиальный эпителий

Слияние эпителиальных клеток в общую синцитиальную массу наблюдается в единичных случаях у представителей различных

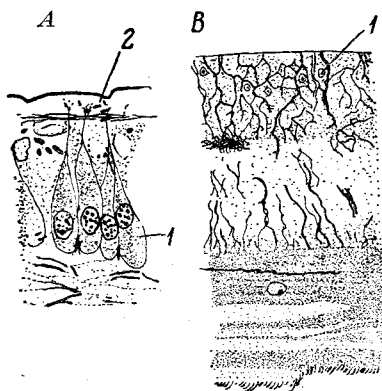


Рис. 12. А — разрез через кожу *Protomyzostomum*.

1 — погруженные эпителиальные клетки; 2 — мышечные волокна, заходящие в область эпителия.

В — разрез через кожу аскариды. 1 — ядра гиподермального синцития; толстая кутикула, прикрывающая гиподерму, на рисунке не изображена (А — по Федотову, В — по К. Шнейдеру).

групп животных; однако имеются два класса червей, где это явление может считаться признаком, характерным для всего класса, это — Nematodes и Acanthocephala. У Nematodes под толстой кутикулой, облегающей их тело, лишь у очень мелких форм, а у крупных только в самом молодом возрасте, можно обнаружить нормальный эпителий. У взрослых же круглых червей на месте его мы видим в громадном большинстве случаев мелкозернистую, местами пронизанную вакуолами, сплошную плазматическую массу, в которой разбросаны мелкие ядра (рис. 12, В). Эта масса, без всякого сомнения, есть продукт слияния клеток эмбрионального эпителия (Martini, 1916), хотя некоторые авторы (Zur Strassen, 1904) и склонны производить ее от мезодермы, принимая, что эмбриональная эктодерма целиком уходит на образование кутикулы. Итак, по гистологической

терминологии, покровы Nematodes имеют характер синцития. Ткань синцития состоит из сплетения параллельных, кольцевидно расположенных волокон и основного вещества. Кроме того в синцитии залегает система сложноветвящихся более толстых волокон, которые большинством новейших исследователей признаются за опорные.

Синцитиальное же, но несколько иное строение покровов обнаруживают и скребни (Acanthocephala). Собственно кутикула скребней представлена (по Kaiser, 1892) тонкой бесструктурной пленкой (рис. 13). Под нею лежит плазматический слой, который, по Kaiser, может быть разбит на войлочный слой волокон — *subcuticula* (Hampn, 1895, относит его к кутикуле) и слой радиальных волокон, или гиподерму. Промежутки между волокнами выполнены жидкостью, причем местами они слагаются в систему

каналовидных полостей — лакун, состоящую из пары продольных (чаще всего боковых) и многочисленных отходящих от них поперечных каналов. В слое радиальных волокон разбросаны ядра, некоторые из которых, по K a i s e r, лежат в лакунарных каналах. Возникает такой оригинальный покров, повидимому, следующим

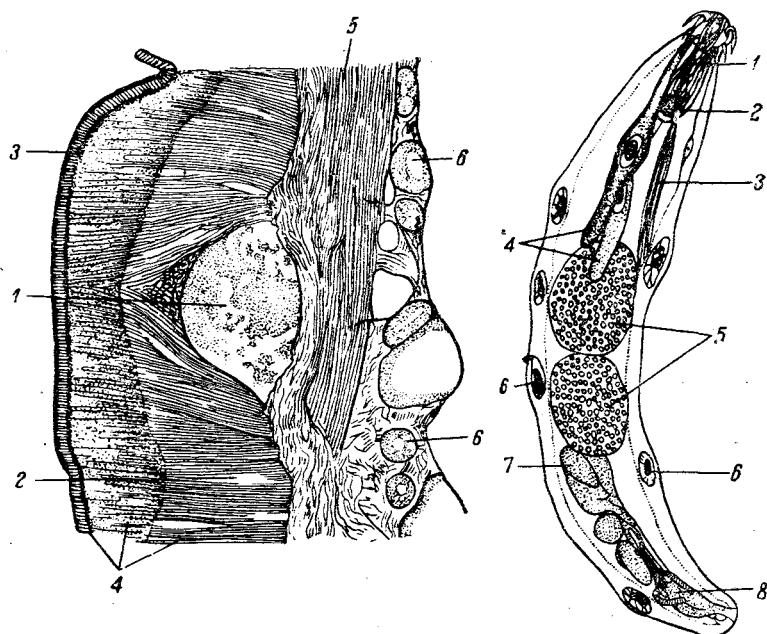


Рис. 13. Строение покровов скребней. Слева — поперечный разрез кожно-мышечного мешка *Macracanthorhynchus hirundinaceus*.

1 — продольная лакуна гиподермы; 2 — мелкие лакуны гиподермы; 3 — кутикула; 4 — волокнистые слои гиподермы; 5 — кольцевые мышцы; 6 — продольные мышцы.

Справа — *Neoechinorhynchus rutili*.

1 — влагалище хоботка; 2 — ганглий; 3 — ретрактор влагалища; 4 — лемниски; 5 — семя; 6 — гигантские ядра гиподермы; 7 — цементные железы; 8 — совокупительная сумка (А — по К а й з е р у, В — по В и л е р у).

образом, хотя точно его гистогенез еще не прослежен. Эмбриональная эктодерма, состоящая из небольшого числа клеток, сливается в синцитий, содержащий небольшое число гигантских слитных ядер. Затем эти ядра путем прямого деления, или фрагментации дают многочисленные ядра взрослого. В этом и весь процесс по N a m a n n. По K a i s e r же, после распадаения амебoidных ядер гиподерма образует нечто вроде слоя высоких цилиндрических клеток. Эти-то клетки и выделяют затем на своей наружной поверхности сначала войлочный слой волокон, а затем и систему радиальных волокон (которые K a i s e r неправильно считает мускульными). Позднее границы клеток исчезают. Таким образом, по K a i s e r, происхо-

дит двукратная смена эпителия синцитием. Мне лично приходилось видеть картины, подтверждающие описание K a i s e r, у молодого *Echinorhynchus angustatus*. Отметим, что у некоторых *Acanthocephala* личиночное состояние эпидермиса в виде синцития с всего несколькими громадными ядрами сохраняется на всю жизнь (например *Neoechinorhynchus*), вследствие чего покровы получают весьма оригинальное строение.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

Мышечная система беспозвоночных представляет не столько строго сравнительноанатомический, сколько гистологический интерес. Особенно же любопытны аналогии между мышечной системой многоклеточных и мионемами, или сократимыми волокнами у Protozoa. Поэтому при рассмотрении данной системы целесообразно уделить внимание и одноклеточным организмам.

СОКРАТИТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПРОСТЕЙШИХ

(Protozoa)

Среди простейших сократительными элементами обладают все классы, хотя у Sarcodina они отмечены только для радиолярий. Эти элементы обычно носят характер тонких ниточек, или фибрилл, обладающих в теле определенным положением. Волокна сократимого характера называют *мионемами*. Расположение мионем более или менее специализировано. Наименее специализированы мионемы у многих Gregarinida, единственных споровиков, обладающих сократительными волокнами (рис. 14). Еще A. Schneider давно описал у них под кутикулой слой тонких кольцевых волокон, в которых подробнее разобрался позднее Шевяков (1892). Под кутикулой Polycystidea (*Clepsidrina* и др.) находятся многочисленные густо расположенные кольцевые мионемы, соединенные косыми анастомозами, так что получается общая субкутикулярная мышечная сеть. Обстоятельное исследование по мионемам у Monocystidea дали Роскин и Левинсон, 1929. У некоторых Monocystidea, а также у Selenidiidae этими авторами описываются не кольцевые, а продольные мионемы, в последнем случае очень немногочисленные (восемь). Невозможно отрицать аналогии этой

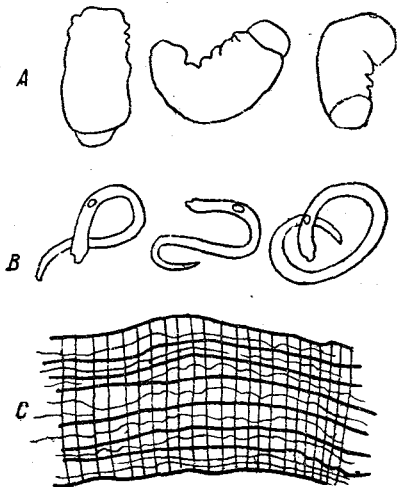


Рис. 14. Изменения формы и мионемы у грегарин. А — *Polycystis*; В — *Selenidium*; С — *Nematocystis*, тангентальный разрез. На рисунке видны толстые прямые продольные мионемы и тонкие извилистые продольные опорные волокна (по Роскину и Левинсону).

системы мионем с кольцевыми или продольными слоями мышечных волокон Coelenterata или с мышцами кожно-мускульного мешка у червей. У Selenidiidae расположение мионем очень напоминает Nematodes, вплоть до наличия всего восьми продольных сократительных элементов, в чем есть сходство с некоторыми Ophuroidea и др., у которых на поперечном разрезе через тело помещается только восемь мускульных клеток. Сходное расположение мионем имеется, повидимому, и у наиболее просто устроенных инфузорий, а именно у многих Holotricha, но там оно еще плохо изучено.

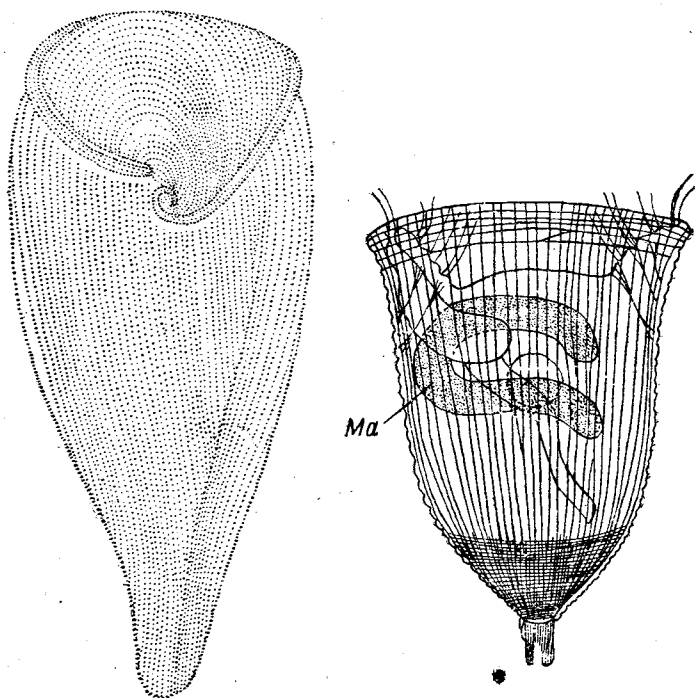


Рис. 15. Схема расположения мионем у разных инфузорий. Слева — *Stentor*, справа *Campanella umbellaria*. *Ma* — макронуклеус (*Stentor* — по Ш у б е р г у, *Campanella* — по Ш р е д е р у).

Наряду с такими генерализованными мионемами гораздо чаще наблюдаются более специализированные мышцы определенных участков тела, обуславливающие вполне определенные его сокращения.

Так, в последнее время C o g n e t t i d e M a r t i i s (1926/27) сильно расширил наши сведения о мионемах грегариин. Помимо описанной выше поверхностной системы мионем он изображает у ряда грегариин из новогвинейских Oligochaeta особые глубокие мионемы. У *Craterocystis* они радиально расходятся от впячивания переднего полюса к стенкам тела; у *Beccaricystis* центральная ось тела одета

решетчатым футляром волокон, которые Cognetti de Martiis признает за мионемы. Наконец у *Choanocystis* в стенках плазматического воротничка, окаймляющего передний конец тела, залегает мионемное кольцо, типичный аналог мускулов-сфинктеров Metazoa или кольцевых мышц края зонтика у медуз.

Среди инфузорий наиболее неоспоримая и сравнительно простая контрактильная система имеется у *Stentor* (рис. 15, 16), где под

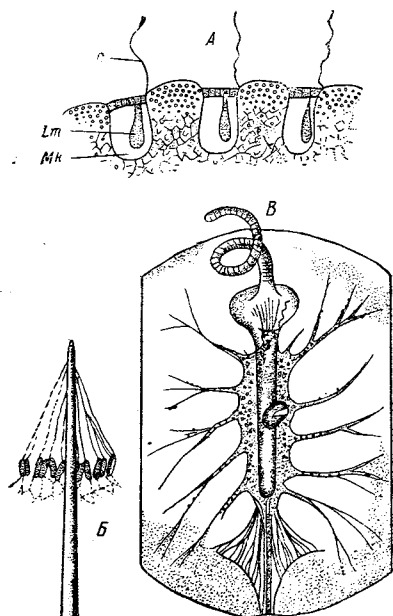


Рис. 16. А — поперечный разрез через стенку тела *Stentor* с ресничками (с), мионемами (Lm) и каналами (Mk), в которых последние помещаются; Б — пучок сократившихся мионем радиоларии *Acanthometron* вокруг скелетной иглы; Б' — поперечно исчерченное «щупальце» *Noctiluca* (А — по Шредеру, Б — по Шевякову, Б' — по Бючли).

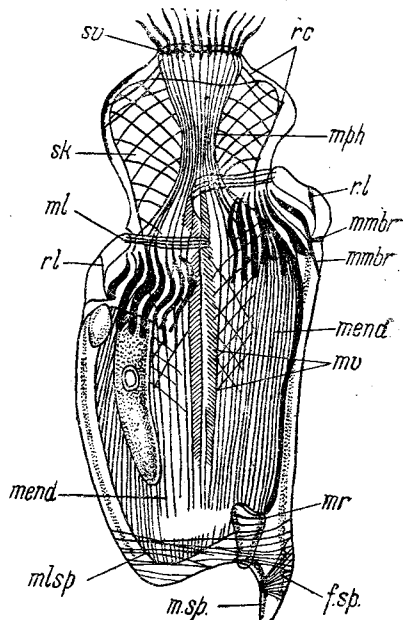


Рис. 17. Инфузория *Caloscolex* со сложноразвитой системой мионем. sv — околоротовая спираль мембранелл; mmbr — мионемы мембранелл; mph — мионемы глотки; rc — мионемы задней кишки; rl — ретракторы переднего конца тела; ml — сфинктер спинной губы; rl — ретракторы спинной губы; mv — брюшные мионемы; mnd — мионемы эндоплазматического мешка; f. sp., m. sp., mlsp — мионемы шипа и заднего конца тела; sk — скелетная пластинка (по Догелю).

альвеолярным слоем плазмы пробегают от перистоста до заднего конца тела многочисленные лентообразные мионемы. Dierks (1932) указывает, что они во многих местах разветвляются в проксимальном направлении. У сократившейся инфузории волокна укорачиваются и утолщаются. На заднем конце тела мионемы заггибаются внутрь и принимают участие в образовании присоски. Как видно, мионемы *Stentor* еще мало специализированы.

Исследуя *Peritricha*, можно понять происхождение мионем стебелька. У *Peritricha* есть такие же продольные мионемы тела, как и у *Stentor*, а волокна стебелька представляют собой продолжение последних. Помимо специальных мионем стебелька у *Peritricha*, например *Campanella* (рис. 15), прибавляется еще много других специализированных мионем. Таковы кольцевые мионемы вокруг перистомы, ретракторы околоротового диска, кольцевые мионемы базального отдела тела (последние у многих *Peritricha*, например *Vorticella*, еще отсутствуют).

Наконец наиболее разнообразны сократимые элементы у *Entodiniomorpha* (рис. 17) из кишечника копытных. Догель (1927) указывает на ряд узкоспециализированных мионем: сфинктер перистомы, ретрактор переднего конца тела; эвагинаторы скелетной пластинки, поверхностные мионемы (особенно на заднем конце тела), мионемы спинной складки, прикрывающей спинную дугу ресниц. Кроме того у *Entodiniomorpha* дифференцируется сложная кишечная система мионем: продольные мионемы глотки, мионемы эндоплазматического мешка, кольцевые мышцы задней кишки. Таким образом сократительная система *Entodiniomorpha* не уступает по числу и разнообразию элементов мышечной системе коловраток или мшанок. Интересно, что и по своему расположению мионемы *Entodiniomorpha* отвечают известным мышцам *Metazoa*. Особенно это относится к ретракторам переднего конца тела, к мионемам задней кишки и некоторым другим. Странно, что система мионем всего сильнее дифференцирована у паразитических инфузорий, каковыми являются *Entodiniomorpha*.

Mastigophora доставляют мало данных по мионемам. Только у некоторых паразитирующих в кишечнике термитов *Trichonymphidae* Kofoid и Swezy описывают два слоя мионем — кольцевой и продольный, лежащие на границе экто- и эндоплазмы. Кольцевой слой лежит снаружки от продольного, как в кожно-мышечном мешке большинства червей. Кроме того, по данным Бернштейн (1928), основание трубки головного органа у *Trichonympha turkestanica* окружено мощным сфинктером.

На основании имеющихся данных можно утверждать, что более детальное исследование сократимых элементов у *Protozoa* даст картину большой сложности, которая обнаружит много еще более детальных аналогий с многоклеточными.

Эта аналогия еще яснее выявляется в гистологической структуре мионем *Protozoa*. Громадное большинство мионем имеет гомогенный характер и в этом отношении отвечает гладкой мускулатуре *Metazoa*. Однако среди простейших имеется два несомненных примера поперечноисчерченных мионем, которые можно сопоставить с поперечнополосатой мускулатурой многоклеточных. Первый пример имеется у *Radiolaria Acantharia*, где мионемы были подробно описаны Шеняковым. Основания радиальных игол *Acantharia* одеты конусовидными продолжениями внекапсулярного вещества, которые прикреплены к иглам при помощи восьми-

тридцати продольных коротких лент каждое. Haeskel дал этим сократимым лентам название «миофрисков», но они вполне отвечают по функции мионемам других простейших. Количество мионем варьирует у разных семейств Acantharia и служит хорошим систематическим признаком. Радиоларии примитивных семейств и молодые особи более специализированных семейств обладают меньшим числом мионем. Число их увеличивается до известного предела с возрастом животного, посредством деления первоначально небольшого количества зачатков мионем.

Характерной особенностью мионем Acantharia является их небольшая длина при сравнительно большой толщине (рис. 16). Одним концом они прикрепляются к игле, другим — к внекапсулярной плазме животного. Другая особенность их — это поперечная исчерченность. Они явственно слагаются из чередующихся участков, то более, то менее сильно красящихся ядерными красками. При раздражении, например, электрическим током, мионемы довольно быстро сокращаются и вызывают этим растягивание внекапсулярного вещества на остове из игол.

Второй пример поперечнополосатых сократительных образований дает «щупальце» ночесветок (*Noctiluca*). При входе в перистом *Noctiluca* находится довольно толстое лентовидное щупальце, достигающее приблизительно половины длины тела и производящее медленные биения (от 2 до 9 в минуту). Щупальце поперечнополосато и состоит из правильно чередующихся светлых и более темных участков (рис. 16). Как функция (сократимость), так и строение щупальца сближают его с поперечнополосатыми мышечными волокнами Metazoa. Кроме приведенных двух примеров поперечной исчерченности мионем у простейших необходимо добавить, что и у инфузорий, а именно у *Stentor Dierks* (1926) наблюдал поперечную исчерченность миофибрилл, особенно ясно выступающую при их сокращении.

Итак, ряд отмеченных нами аналогий между сократительными волокнами Protozoa и Metazoa неоспорим. Эти аналогии не представляют собой, в сущности, чего-либо особенно удивительного. Конструктивный элемент в мышечной системе образуют тончайшие мускульные фибриллы, которые и у Protozoa и у Metazoa носят внутриклеточный характер. Отсюда понятны гистологические совпадения (гладкость и поперечнополосатость). Сходство в расположении сократимых элементов очень велико, но оно не больше, чем аналогии в пищеварительной и в скелетной системе одноклеточных и многоклеточных.

ТИП ГУБОК (Spongia)

Губки, повидимому, не имеют настоящих мускульных клеток. Сократимостью обладают до известной степени пороциты. Пores наружной стенки тела губок имеют очень часто внутриклеточное положение, ибо их охватывает кольцевидная клетка, пороцит. Пороциты могут, сокращаясь, частично закрывать пору. У некоторых губок

пора охватывается двумя полулунными клетками. Весьма возможно, что специальное цитологическое исследование обнаружит мышечные фибриллы внутри пороцитов. У *Calcarea Heterocoela* Le n d e n f e l d (1885) даже нашел вокруг пор целые группы продолговатых клеток, образующих род сфинктера, но его наблюдения не были как следует проверены. Таким образом о губках можно сказать, что мышечная система у них отсутствует.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (Coelenterata)

(Эпителиально-мышечная система)

Наиболее простой тип мышечной системы, встречаемый в животном царстве, образуют эпителиально-мышечные клетки *Coelenterata*, наиболее просто и схематично выраженные у *Hydrida*. Во всем теле гидр как в эктодерме, так и в энтодерме, среди типичных эпителиальных клеток в значительном количестве рассеяны такие же клетки, но с отходящим от их основания тангентальным отростком мышечного значения (рис. 23). Отросток проходит под основанием эпителиальных клеток и дифференцирован на центральную плазматическую часть, окруженную по периферии слоем тончайших мышечных фибрилл. Все отростки эпителиально-мышечных клеток в эктодерме имеют продольное, в энтодерме — поперечное, или кольцевое расположение. Легко видеть, что сокращение продольных отростков ведет к укорачиванию и утолщению тела, а сокращение энтодермальных отростков способствует удлинению и сужению тела. Вся мускулатура *Hydrida* еще не отделилась от эпителия, не образовала самостоятельной мышечной ткани и имеет совершенно диффузный характер. Некоторая концентрация эпителиально-мышечных клеток наблюдается лишь в области щупалец и ротового конуса, где они гораздо многочисленнее. Вокруг рта энтодермальные эпителиально-мышечные клетки образуют род сфинктера.

Тот же приблизительно характер имеет эпителиально-мышечная система и у полипов колониальных *Leptolida*. Отметим лишь, что в стволе и ветках колонии эктодермальные эпителиально-мышечные клетки крайне малочисленны, а в энтодерме вообще отсутствуют.

У гидроидных медуз эпителиально-мышечная система несколько локализуется. Так, в эктодерме верхней стороны зонтика, или эксумбреллы эпителиально-мышечные клетки очень редки; на субумбрелле они многочисленнее, а главное скопление их находится в эктодерме паруса (*velum*). Парус имеет вид краевой каймы, свешивающейся книзу по периферии зонтика и состоящей из двух слоев эктодермы с прослойкой из мезоглеи. На субумбреллярной поверхности паруса отростки эпителиально-мышечных клеток образуют мощное кольцо, сокращением которого парус прижимается к субумбрелле. Значительное число мышечных отростков как эктодермальных, так и энтодермальных, имеется в стенках ротового стебелька. Первое значительное изменение мышечной системы мы встречаем у *Siphonophora*, (рис. 18), где она особенно развита в субумбрелле плавательных

колоколов, в питательных полипах и в сократимом, подвижном стволе колонии. Как в эктодерме, так и в энтодерме имеется довольно большое количество эпителиально-мышечных клеток, отростки которых имеют кольцевое расположение. Таким путем ствол получает наружную и внутреннюю кольцевую мускулатуру. Мезоглея ствола образует по направлению к поверхности ствола многочисленные радиальные выросты, тянущиеся вдоль ствола продольных гребешков. На наружной поверхности мезоглеи и ее продольных гребешков лежит слой многочисленных продольных мышечных волокон. В отличие от кольцевых эти волокна представляют собой не отростки эпителиально-мышечных клеток, но *самостоятельные мышечные клетки*. У *Siphonophora* впервые можно говорить о возникновении самостоятельной мышечной ткани.

Первоначальный способ возникновения мышечной ткани установить трудно. Но можно себе представить, что она произошла гетерогенным делением эпителиально-мышечных клеток. Клетка и ее ядро делятся параллельно поверхности на более поверхностно лежащую чисто эпителиальную и на более глубоко расположенную чисто мышечную клетки. Последняя происходит за счет мышечного отростка бывшей эпителиально-мышечной клетки.

Можно, однако, держаться мнения, что эпителиально-мышечные клетки просто мигрируют под эпителий и таким путем становятся чисто мышечными.

В плавательных колоколах сифонофор, которые представляют собой видоизмененных медуз, имеется прежде всего хорошо развитая субумбреллярная и парусная мускулатуры; кроме того, однако, имеется нежная эксумбреллярная система меридиональных мышц, которые переходят и на наружную поверхность паруса, образуя его радиальные волокна.

Высшие *Cnidaria*, а именно *Anthozoa* и *Scyphomedusae*, по общему плану строения представляют полную морфологическую параллель классу *Hydrozoa*, но обладают рядом усложнений в организации. Поэтому очень удобно провести сравнение и выяснить, — в чем это усложнение коснулось мышечной системы. Среди *Anthozoa* для этой цели пригодны прежде всего представители *Octocorallia*, типичные прикрепленные колониальные полипы с восемью одинаково развитыми септимами в гастральной полости и с восемью щупальцами. Некоторые сведения об их мускулатуре дает работа К а с ь я н о в а. В смысле своего отношения к эпителию, мускулатура *Octocorallia* имеет промежуточный характер. К а с ь я н о в пишет, что мышечные клетки *Alcyonium* состоят из волокнистой собственно сократимой части и из отходящего от середины волокна плазматического мешка с ядром. У одних клеток плазматический мешок низок и клетка целиком лежит под эпителием; у других он настолько высок, что протискивается между эпителиальными клетками и достигает наружной поверхности эпителия (рис. 18, С — Е).

Как у гидроидных полипов, эктодермальная мускулатура имеет преимущественно продольное расположение. Эта продольная му-

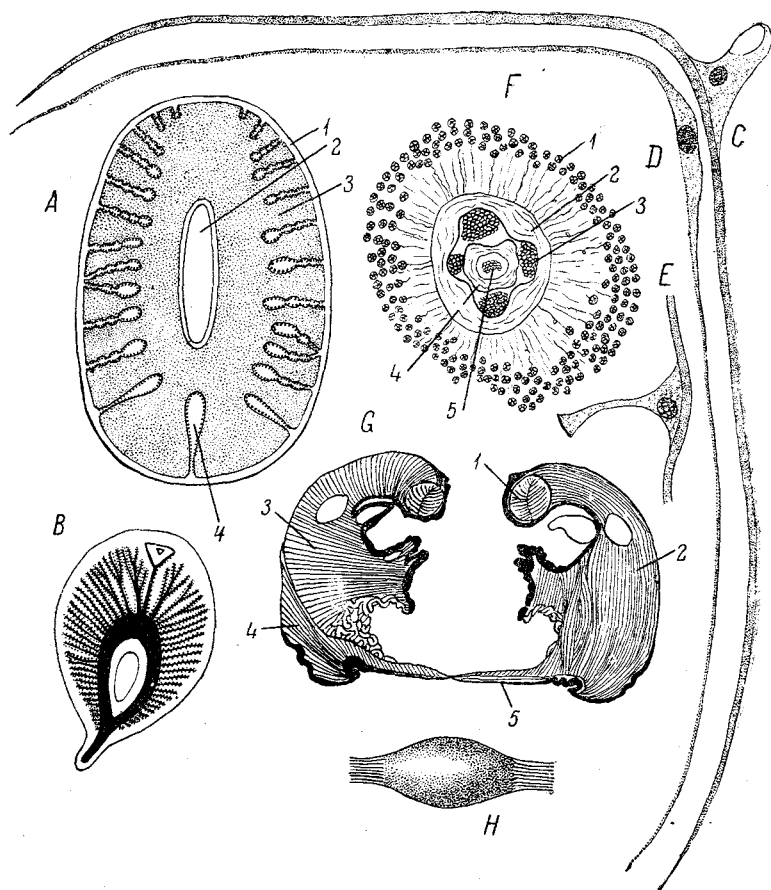


Рис. 18. Мускулатура Coelenterata. А — поперечный разрез щупальца сцифомедузы *Pelagia*.

1 — эктодерма; 2 — канал щупальца, выстланный энтодермой; 3 — мезоглея; 4 — мезоглеальные продольные включения, по краю которых дифференцированы мышечные волокна.

В — поперечный разрез ствола сифонсфоры *Forskalia*.

С—Е — эпителиально-мышечные клетки *Octocorallia*; клетка Е доходит своей эпителиальной частью до поверхности тела, клетка D целиком лежит субэпителиально, клетка С занимает промежуточное положение.

Ф — поперечный разрез щупальца *Coeloplana mizukurii*.

1 — наружный эпителий с сидящими на ножках клейкими клетками; 2 и 4 — два слоя кольцевой мускулатуры; 3 — четыре продольные мышечные пучка; 5 — осевой продольный мышечный пучок.

Г — продольный разрез через актинию.

1 — кольцевой сфинктер ротового конца тела; 2 — продольная мускулатура; 3 — радиальные мышцы септ; 4 — мускулатура стенки тела; 5 — подошва.

Н — участок мускульной клетки *Stenophora* с плазматическим вздутием, в котором находится ядро (А, В, Г и Н из Кюкенталя, С—Е по Касьянову, F — по Аббот).

скулатура развита преимущественно на внутренней, обращенной к рту стороне щупалец (сгибатели щупалец), на ротовом диске и в глотке. На ротовом диске продольные мышцы естественно занимают по отношению к рту радиальное расположение и участвуют в движениях рта.

Эндодермальная мускулатура *Octocorallia* развита значительно сильнее эктодермальной. Во-первых, имеется мускулатура самого тела полипа, особенно в его верхней части. При этом главная часть мышц идет в горизонтальном направлении от септы до септы, образуя своей совокупностью кольцевой мышечный слой. Однако в нижней половине тела по обе стороны от каждой септы имеется по пучку продольных мышечных волокон. Во-вторых, ротовой диск и глотка обладают хорошо выраженным слоем кольцевых волокон, которые у нижнего, свешивающегося в гастральную полость конца глотки образуют ее сфинктер. Однако наиболее мощная эндодермальная мускулатура имеется в септах. На одной стороне всех септ, произвольно называемой брюшной, имеется во всю длину септы выпуклый валик продольных мышц. На другой, спинной, мускулатура более слаба и имеет радиальное направление. Мы видим, что в дополнение к сортам мышц, имеющимся у гидроидных полипов, у *Octocorallia* развивается мускулатура глотки и септ. Общее расположение мышц эктодермы (продольное) и эндодермы (кольцевое) остается тем же, но в новообразованных частях, какими являються септы, эндодермальная мускулатура получает новую ориентировку.

В качестве другого примера *Anthozoa* мы возьмем *Actinaria* (рис. 18, G), так как мышечная система их, в связи с неприкрепленным, полусвободным образом жизни этих животных, достигает наибольшего развития. У актиний тоже можно отличить две главные системы мышечных волокон: эктодермальную продольную и эндодермальную кольцевую. По отношению к эпителию эктодермальная мускулатура состоит из углубившихся под покровы самостоятельных мышечных клеток, часть эндодермальной мускулатуры состоит, повидимому, из эпителиально-мышечных элементов. У наиболее примитивных актиний эндодермальная и эктодермальная мускулатуры образуют в самом теле животного два простых слоя. У более высоко дифференцированных видов актиний мускулатура тела испытывает усложнения. Так, продольная мускулатура их становится слабее, но зато кольцевая (эндодермальная) приобретает в верхнем конце тела особую мощность и складывается здесь в толстый сфинктер. Сокращением сфинктера верхний отдел тела надвигается на ротовой диск со щупальцами, который втягивается книзу, и совершенно закрывает его. Обособляясь, сфинктер может глубоко погружаться в мезоглею. На ротовом диске продольные мышцы эктодермы принимают радиальное расположение, эндодермальная же мускулатура сохраняет кольцевое. В щупальцах хорошо развиты оба слоя мышц, точно так же как и в стенках глотки.

Наиболее сильна мускулатура септ. В каждой паре перегородок типично на внутренней стороне формируется мощный валик продоль-

ной мускулатуры, на внутренней же стороне располагаются более слабые и не выпячивающиеся из перегородки радиальные мышцы. Эти радиальные мышцы особенно сильно развиваются на подошве, где образуют особую базальную мускулатуру; кроме того подошва снабжена хорошо выраженной кольцевой мускулатурой. Сильная дифференцировка мышц на подошве объясняется тем, что она служит актиниям для ползания по субстрату. Как видно, общее расположение мышц в теле актиний сходно с таковым *Ostocorallia*; новообразованиями являются сфинктер верхнего конца тела и базальная мускулатура.

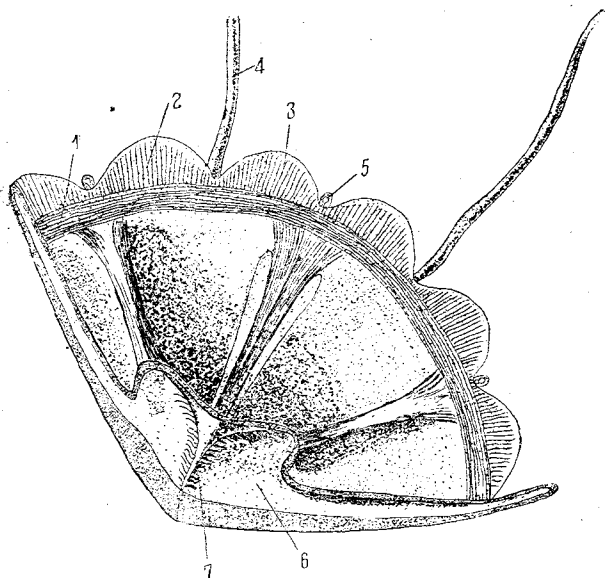


Рис. 19. Мышечная система сцифомедуз. Рисунок изображает треть зонтика медузы, вырезанную из тела животного.

1 — мышечное кольцо зонтика; 2 и 3 — мышцы краевых лопастей зонтика; 4 — щупалец; 5 — ропалий; 6 — гастральная полость; 7 — гастральные филламенты; на фоне зонтика видны 3 пучка радиальных мышц (из Деляжа).

отдельных мышц — четыре перррадиальных и четыре интеррадиальных. Зонтик *Scyphomedusae* вырезан по краю на различное количество краевых лопастей; каждая лопасть имеет по своей нижней стороне слой редких эктодермальных мышц. Совершенно особое расположение продольных мышц наблюдается в щупальцах многих сцифомедуз (рис. 18). Эктодерма щупалец внедряется в их мезоглею в виде многочисленных глубоких складок, по краю которых и залегает слой продольных мышечных волокон. Таким образом, сохраняя в общем медузоидный тип расположения мышц, сцифомедузы обнаруживают ряд специфических изменений.

Гребневники (*Stenophora*) единственные из всех кишечнополостных

мускулатура. Мускулатура *Scyphomedusae* (рис. 19) носит преимущественно эпителиально-мышечный характер. В общем мускулатура напоминает своим расположением таковую у гидроидных медуз. Как особенности, свойственные сцифомедузам, укажем следующие. Кольцевой мускул зонтика, залегающий у *Hydrozoa* в парусе, здесь располагается на самой субумбрелле, на недалеком расстоянии от ее края. Кроме того на нижней стороне зонтика сильно развиты радиальные мышцы; они дифференцированы большей частью на восемь

обладают совершенно обособленной от эпителия мускулатурой; эпителиально-мышечные клетки отсутствуют.

Мезоглея гребневиков пронизана множеством мышечных волокон, состоящих в следующие главные системы: 1) субэпителиальная, из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоя; 2) субгастральная, которая слабо развита, но состоит тоже из двойного рода мышечных клеток — продольных и кольцевых; 3) радиальная — из волокон, идущих от кожи к разным точкам гастроваскулярных каналов. В некоторых местах, например в лопастях *Mnemiopsis*, *Bolinopsis* и др., картина усложняется наличием косых мышечных волокон. За счет этих мышечных систем в определенных местах дифференцируются мышцы более специального назначения. Так, у многих *Stenophora* имеются два мощных сфинктера вокруг рта и вокруг аборального полюса. При сокращении аборального сфинктера на аборальном полюсе образуется кольцевая складка, надвигающаяся на аборальный орган чувств и прикрывающая его в виде купола. Быть может за счет тех же систем развилась и мускулатура щупалец. Обычно ее происхождение связывают с особым крестообразным мезодермальным зачатком, появляющимся у молодой личинки гребневиков. Однако в последнее время получены данные, что этот зачаток служит для формирования известных участков кишечной системы. В таком случае мускулатура щупалец быть может происходит дифференцировкой некоторых частей вышеописанных диффузных мышечных систем. Мускулатура щупалец развита очень сильно. У большинства *Stenophora* описывается, что вдоль оси щупальца проходит толстый слой продольных мышечных волокон. Но у некоторых *Stenophora* (*Coeloplana* по Abbott, 1907) эта мускулатура несравненно сложнее. Abbott изображает под эпителием щупальца сначала толстый наружный слой мышц, потом четыре продольных мышечных пучка, еще глубже — внутренний слой кольцевых мышц и, наконец, охваченный этими мышцами центральный продольный мышечный пучок (рис. 18, F).

Мышечные элементы гребневиков — это гладкие волокна с периферическим слоем мышечных фибрилл и со срединной осью несократимой протоплазмы, в которой и помещается ядро клетки (рис. 18, H; рис. 23, C). Уже самое строение клеток, а именно полное окружение ядра сократимым наружным слоем плазмы, говорит, что мышечные элементы *Stenophora* утратили всякую связь с эпителием.

Общее о кишечнополостных. Возникая среди *Coelenterata* в виде рассеянных эпителиально-мышечных клеток, мышечная система проходит в пределах типа ряд этапов прогрессивного развития. Оно идет в двух направлениях. Прежде всего на ряде *Hydroidea* — *Siphonophora*, *Anthozoa* — *Stenophora* наблюдается постепенный отрыв мышечной системы от эпителия, уход ее под эпителий и замена эпителиально-мышечных клеток чисто мышечными. Во-вторых, из разлитой и диффузной у *Hydrida* мышечная система переходит в более локализованную у *Octocorallia* и особенно у *Actinaria*. Ту же картину среди плавающих *Coelenterata* мы видим при

сравнении гидромедуз и даже сцифомедуз с гребневиками. Несмотря на то, что поступательное движение гребневиков обслуживается рес-

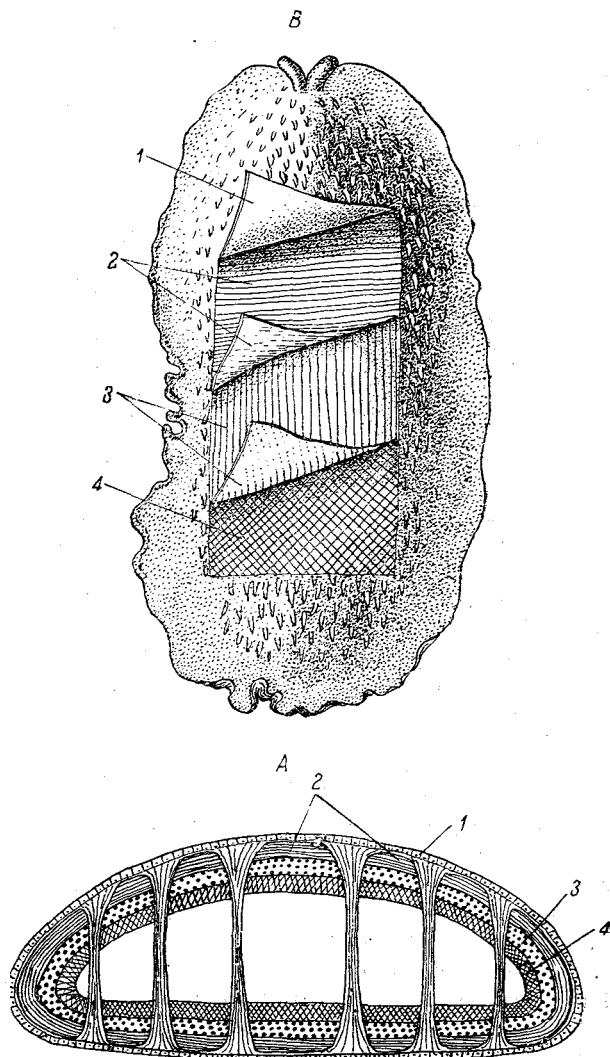


Рис. 20. Схема расположения мышечных волокон у Turbellaria. А — на поперечном разрезе; В — целое животное.

1 — эпидермис; 2 — кольцевые мышцы; 3 — продольные мышцы; 4 — диагональные мышцы. (Оригинал.)

ничным аппаратом, мышечная система и локализованные мышцы (в щупальцах) развиты у Stenophora сильнее, чем у медуз.

ТИП ЧЕРВЕЙ (Vermes)

(Кожно-мышечная система)

Переход к мышечной системе этого типа образует мускульный аппарат *Stenophora*, особенно форм, способных ползать по субстрату (*Coeloplana*, *Stenoplana*). У кишечнополостных уже имелась субэпителиальная система мышечных волокон, которая была, однако, еще очень слабо и притом одинаково развита как под эктодермой, так и под энтодермой. У червей кишечная система мышц подвергается большей частью сильной редукции, зато подкожная приобретает чрезвычайное развитие и образует вместе с эпителием одевающий все тело кожно-мускульный мешок. Мускульные волокна располагаются в этом мешке в виде отдельных слоев, причем количество и распределение слоев у разных групп червей подвержены большим колебаниям.

Помимо кожно-мускульного мешка все черви обладают мышцами специального назначения, большинство которых удается генетически связать с известными участками кожно-мускульного мешка.

Состав самого кожно-мускульного мешка наиболее разнообразен у *Platodes*, у *Turbellaria* и *Trematodes* мы находим большей частью три слоя подкожных мышц, расположенных в порядке: кольцевые, продольные и диагональные, причем под последними разумеются две системы мышц, идущих под углом в 45° к продольным и под углом в 90° одни по отношению к другим (рис. 20). У *Cestodes* под наружным слоем кольцевых мышц залегает толстая масса продольных; но, кроме того, большей частью срединная часть тела, содержащая половые органы, окружена еще вторым внутренним слоем кольцевых мышц. У *Nemertini* (рис. 21) развитие кожно-мускульного мешка столь разнообразно, что рядом авторов полагалось в основу классификации этой группы. У отряда *Palaeonemertini* имеется обычно три слоя мышц, расположенных так: наружный кольцевой, продольный, внутренний кольцевой. Иногда (например у *Tubulanidae*) сюда прибавляется

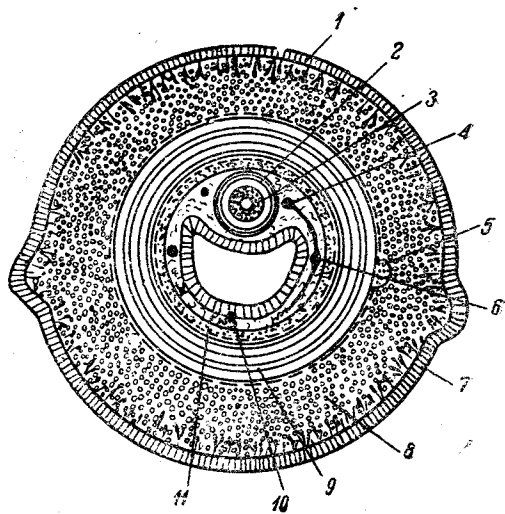


Рис. 21. *Cerebratulus marginatus* (Heteronemertini), схематический поперечный разрез.

1 — кожный эпителий; 2 — ринхоцель; 3 — хобот; 4 — глоточный сосуд; 5 — боковой нервный ствол; 6 — боковой кровеносный сосуд; 7 — кожный эпителий; 8 — наружный слой продольных мышц; 9 — кольцевые мышцы; 10 — кишечник; 11 — внутренний слой продольных мышц (по Б. Юргеру).

еще тонкий слой диагональных мышц, залегающих между наружными кольцевыми и продольными. У *Heteronemertini* имеется тоже три мышечных слоя, но иначе ориентированных: наружный продольный,

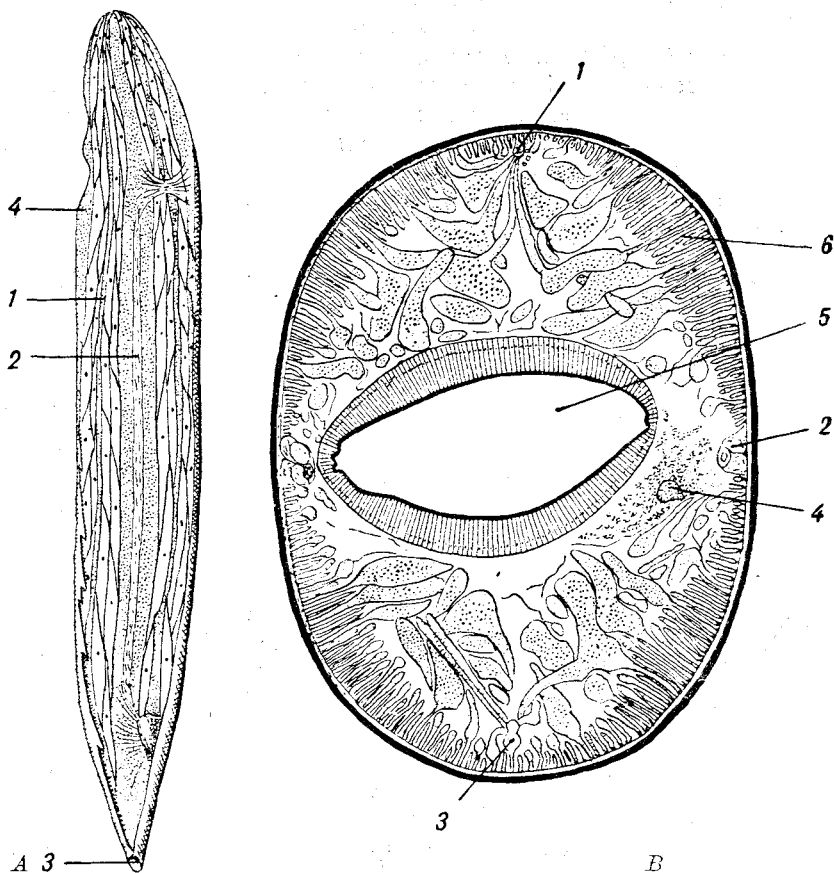


Рис. 22. А — *Oxyuris equi*; животное вскрыто и развернуто для показа изнутри четырех продольных мышечных лент с двумя рядами мышечных клеток в каждом.

1 — левая боковая линия; 2 — брюшная линия; 3 — порошица; 4 — спинная продольная линия, по которой прошел разрез; мускульные ленты выдаются в виде светлых промежутков.

В. Поперечный разрез через *Ascaris equorum*, как пример Polymyaria.

1 — спинной валик гиподермы со спинным нервом; 2 — боковой валик с выделительным каналом; 3 — брюшной валик с брюшным нервом; 4 — ядро фагоцитарной клетки; 5 — средняя кишка; 6 — плазматические участки отдельных мышечных клеток, фибриллярные части которых образуют четыре продольные ленты (А — по Мартини, В — по Раутер).

кольцевой, внутренний продольный. Таким образом в редких случаях присутствия диагональных мышц они залегают здесь между наружным продольным и кольцевым слоями. У некоторых видов (*Micrura*, *Zygeupolia* по С. В. Т h o m p s o n) вокруг пищевода можно

обнаружить еще рудименты внутреннего кольцевого слоя мышц. В полном составе мускулатура *Heteronemertini* может, следовательно, состоять из пяти concentрических слоев, так что кожно-мускульный мешок этого отряда имеет наиболее богатый состав, по сравнению со всеми прочими червями. Наконец у *Norplonemertini* отсутствует наружный слой продольных мышц. Гладкие мышечные волокна *Turbellaria* имеют в кортикальном своем слое венчик сократительных фибрилл; у *Nemertini* почти вся внутренность волокна занята фибриллами.

Среди *Nemathelminthes* наиболее подходит к *Platodes* строение кожно-мускульного мешка у *Acanthocephala*, где имеются два слоя мышц — наружный кольцевой и внутренний продольный. *Nematodes* характеризуются присутствием всего одного слоя, а именно продольных мышц (рис. 22 и 23). При этом четырьмя продольными валиками гиподермы, вдающимися в полость тела, мышечный слой делится на четыре продольных ленты: две латеро-дорзальных и две латеро-вентральных. Количество мышечных клеток у нематод бывает различным. У группы *Rolymuaria* их много, и на каждом поперечном

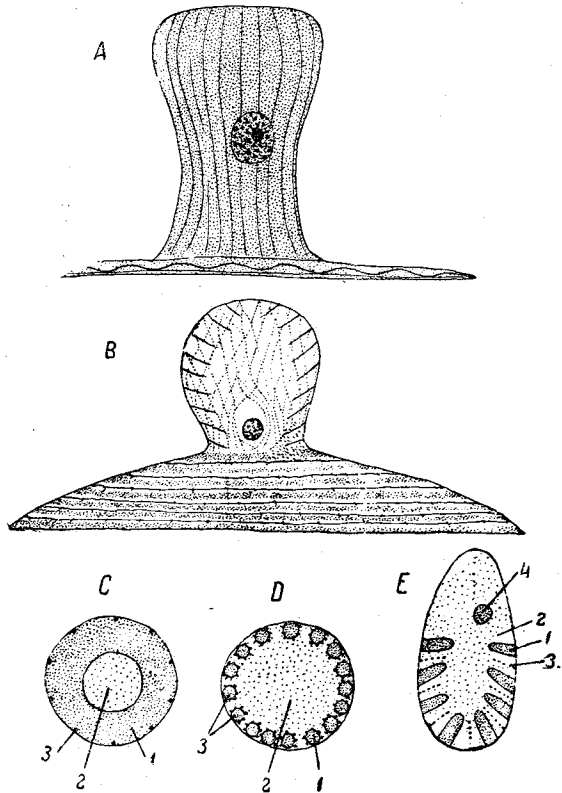


Рис. 23. Схемы распределения сократимых (киноплазма) и опорных (морфонема) элементов в мышечных клетках. А — эпителиально-мышечная клетка *Hydra*; В — схема строения мускульной клетки *Ascaris*; С — поперечный разрез мышечной клетки *Stenophora*; D — то же у брюхоногих моллюсков *Pteropoda*; E — то же у *Ascaris*.

1 — сократимое вещество (киноплазма); 2 — плазматическая часть клетки (саркоплазма); 3 — опорные волокна; 4 — ядро мышечной клетки (по Р о с к и н у).

разрезе помещается большое число клеток; у группы *Meromyaria* их мало и в каждом мышечном поле на поперечном разрезе лежит всего две, т. е. всего восемь клеток. Такое же приблизительно расположение мышц — один слой продольных волокон — имеют *Gordio-*

idea. У всех Annelides, как правило, имеется слой кольцевых мышц, под которым у Chaetopoda залегают четыре (две латеро-дорзальных и две латеро-вентральных) продольных мышечных ленты (рис. 24). По медианной линии они отделены друг от друга линиями прикрепления к стенке тела продольного мезентерия, по бокам для разделения лент

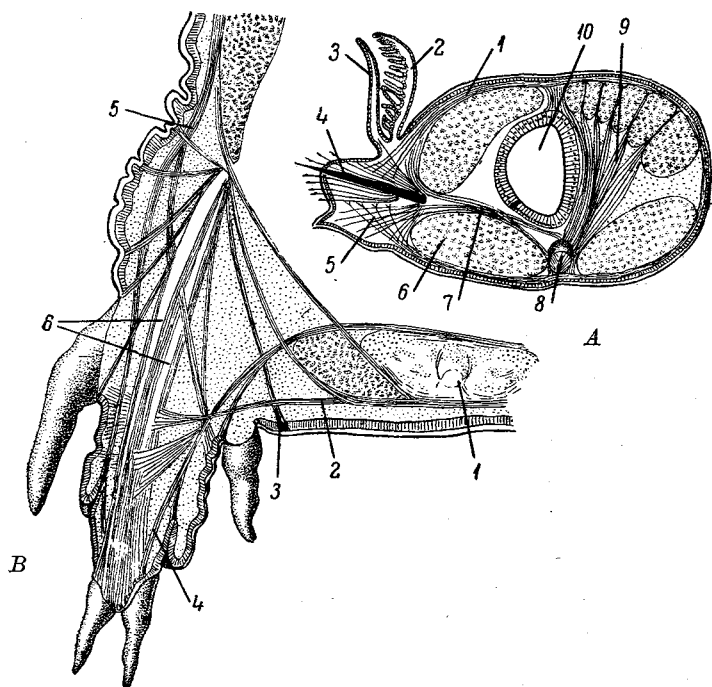


Рис. 24. А — схематическое расположение мускулатуры на поперечном разрезе через *Eunice* (Polychaeta). Слева разрез проведен через середину сегмента и через параподию, справа через одну из септ.

1 — кольцевая мускулатура; 2 — жабра; 3 — циррус параподии; 4 — пучок щетинок; 5 — мышцы щетинок; 6 — продольные мышечные ленты; 7 — косые мышцы; 8 — брюшная нервная цепочка; 9 — септа и ее мышцы; 10 — кишка.

В — параподия *Diopatra* с ее мускулатурой на поперечном разрезе червя.

1 — брюшная цепочка; 2 — сгибатель параподии; 3 — проTRACTOR щетинок; 4 — ретРАКТОР щетинок; 5 — разгибатель (леватор) параподии; 6 — щетинки (А — по Бючли, В — по Флугфельдеру).

служат основания параподий. У пиявок (Hirudinea) кожно-мускульный мешок обогащается хорошо развитым слоем диагональных мышц, вставленным между кольцевой и продольной мускулатурой. Сильнее всех прочих развиты у пиявок продольные мышцы. У *Priapulida* мы находим наружную кольцевую и внутреннюю продольную мускулатуру. Среди *Vermidea* звездчатые черви (Gephyrei) дают очень обычную для червей картину — наружный кольцевой и внутренний

продольный слой мускулатуры. Но у Bryozoa и Brachiopoda сидячий образ жизни и развитие поверхностного скелета приводят к сильным изменениям мускулатуры.

У мшанок имеется под эпителием нежная пристенная мускулатура из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. Интересно, что некоторые из мышечных волокон переходят из одной особи колонии в другие (M a g c u s, 1933, у *Lophopus*), чем объясняется одновременное сокращение целых участков колонии. В щупальца проникает только продольная мускулатура, образующая в них две ленты, одну по наружной, другую по внутренней, обращенной ко рту стороне щупальца. У Brachiopoda на всем протяжении их тела, одетого двусторонней раковиной, кожно-мышечный мешок вообще отсутствует; имеются только специализированные мышцы.

Наконец, присоединяя к червям сходную с ними по мускулатуре группу Chaetognatha, мы находим у щетинкочелюстных кожно-мышечный мешок из одного слоя продольных мышц, поделенного спинным, брюшным и двумя боковыми промежутками на четыре продольных ленты. Следовательно по своему расположению мускулатура Chaetognatha крайне напоминает нам таковую Nematodes.

С п е ц и а л и з о в а н н а я м у с к у л а т у р а червей столь разнообразна, что мы ограничиваемся лишь указанием на главные типы мышц и на предполагаемый их генезис. Наименее специализованы имеющиеся у ряда червей dorso-ventральные мышцы, так как они служат для изменения общей формы тела и могут до известной степени быть присоединены к кожно-мышечному мешку.

Dorso-ventральные мышцы составляют атрибут паренхиматозных червей с уплощенной формой тела. Соответственно с этим хорошо развитая dorso-ventральная мускулатура имеется у всех Platodes, у Nemertini и, конвергентно, у Hirudinea. Мышцы эти служат, при сокращении, для уплощения тела. У Platodes концы их прикрепляются к субэпителиальной базальной перепонке, у пиявок внедряются разветвленными волокнами в эпителий. Скошенное, по отношению к краям тела, расположение некоторых из dorso-ventральных мышц, особенно у переднего и заднего концов животного, позволяет предполагать, что эта группа мышц произошла за счет части кольцевых волокон кожно-мышечного мешка. Такое же происхождение, но от продольных мышц, во многих случаях несомненно имеют мускулы-ретракторы переднего конца тела, например четыре ретрактора Gerhyrei. Они отщепляются от продольной мускулатуры, пробегают косо вперед через полость тела и затем прикрепляются к стенке тела, т. е. вновь входят в ее состав позади рта. Совершенно аналогичные ретракторы имеются у представителей класса Priapulida, слабый ретрактор головного конца есть и у Nemertini. Помимо этого у Nemertini вся мускулатура как хоботка, так и его влагалища может быть сведена к продолжению различных мышц кожно-мышечного мешка.

Труднее связать с кожно-мышечным мешком пару мощных ретракторов Bryozoa. По некоторым авторам, часть их волокон продол-

жается в мускулатуру щупалец. В таком случае можно было бы предположить, что ретракторы опять-таки представляют собой специализировавшиеся участки продольной мускулатуры тела.

В непосредственной генетической связи с кожно-мускульным мешком находится и мощная мускулатура присосок, столь распространенных у Trematodes, Cestodes, Hirudinea. Особенно ясно это у пиявок, где кольцевые мышцы задней присоски являются прямым продолжением кольцевых подкожных мышц тела; так же заходят в присоски продольные и дорзо-вентральные мышцы кожно-мускульного мешка пиявок.

Начиная уже с Turbellaria специализируется особая кишечная мускулатура, которая у червей преимущественно развита в области передней кишки. Мускулатура передней и задней кишок, которые происходят в виде впячиваний общей стенки тела, возникает естественно, на счет впячивающихся при этом участков кожно-мускульного мешка. Вся порой необычайно сложная мускулатура глотки, пищевода, жевательных аппаратов прямо или косвенно есть дериват подкожных мышц. Особое происхождение имеет лишь мускулатура средней кишки. У плоских червей она слабо выражена и связана, быть может, с разбросанными в паренхиме паренхимными мускульными волокнами. У Nematodes средняя кишка мускулатуры вообще не имеет. Наконец у высших червей мускулатура средней кишки есть производное спланхнического листка целомической мезодермы.

Резкую специализацию и большое разнообразие приобретает мускулатура полового аппарата у тех червей, которые характеризуются внутренним оплодотворением: Platyodes, Nemathelminthes (кроме Nemertini), Oligochaeta и Hirudinea. Часть этой мускулатуры, например мышцы половой клоаки у Platyodes, половой сумки у самцов Acanthocephala, удается генетически связать с подкожной мускулатурой. Происхождение более специализированных мышц половой системы трудно поддается определению.

Hirudinea обладают специальной мускулатурой брюшной нервной цепочки. Она находится в соединительнотканной оболочке, окружающей нервный ствол, и состоит из одной громадной многоядерной и сильно ветвящейся клетки, которая прикрепляется к стенке тела в области задней присоски и сопровождает цепочку на всем ее пути. Благодаря сокращениям этой клетки нервная система приобретает способность сокращаться независимо от мышц кожно-мускульного мешка.

Очень сильно специализована мускулатура одетых раковиной Brachioroda. Более просто она устроена у отряда Ecardines, где имеется две пары замыкателей раковины, две пары косых мышц, три пары мышц рук и подкожный продольный слой мышц в подвижном стебельке этих форм. Между прочим равномерное подкожное развитие продольных мышц в стебельке говорит о происхождении их от когда то имевшегося у свободноподвижных предков Brachioroda кожно-мускульного мешка. У отряда прикрепленных к грунту Testicardines мускул в стебельке отсутствует. У них (рис. 168 и 265),

имеются по четыре замыкателя и размыкателя раковины и четыре вращательных мышцы, регулирующих точное совпадение краев створок при закрывании последних.

Наконец у *Polychaeta* вырабатывается специальная мускулатура органов движения, которая приобретает столь мощное развитие в типе *Arthropoda*. Это — мышцы, подходящие к основанию параподий и их щетинок. Так, у многих *Polychaeta* в обеих ветвях параподии (спинной и брюшной) имеется по одной особенно мощной главной щетинке (*asaculum*); к ее основанию всегда прикрепляются особые мышцы.

Параподиальная мускулатура несомненно ведет свое происхождение от кожно-мускульного мешка. Из всего сказанного ясно, что у червей, действительно, доминирующую роль в мускулатуре играет кожно-мускульный мешок. Наряду с ним уже дифференцируется значительное число специализированных мышц, но большинство их генетически связано с подкожной мускулатурой, а иногда и пространственно не вполне обособлено от нее.

Из сравнения большого числа групп червей между собой можно сделать вывод, что для целесообразного функционирования кожно-мускульного мешка особенно важное значение имеют два слоя мышц — кольцевой и продольный, причем продольный должен находиться кнутри от кольцевого. У большинства *Vermes* мы встречаемся именно с таким расположением мускулатуры.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (*Arthropoda*)

(Локализованная мышечная система)

Мускулатура членистоногих типично характеризуется тем, что сплошной кожно-мускульный мешок исчезает; он частью атрофируется, частью дифференцируется на отдельные мышечные пучки более специального назначения. Основная причина этой модификации такова же, как у *Brachiopoda*: сильное развитие наружного скелета. Тело *Arthropoda* покрыто сплошным футляром из прочного хитина. В футляре, для облегчения движений животного, имеются участки утонченного хитина, расположенные метамерно на самом теле и между члениками на конечностях. Вследствие этого каждый участок, обособленный от соседних прослойками тонкого хитина, в двигательном отношении приобретает известную самостоятельность и нуждается в собственных мышцах. Отсюда и происходит распад общего кожно-мускульного мешка на отдельные пучки. Другое обстоятельство, тоже связанное с наружным скелетом, заключается в том, что мышцы тела получают прочные и вполне определенные точки прикрепления. Каждая мышца может правильно функционировать только при вполне определенных точках прикрепления ее к скелету. Отсюда — весьма определенный ход отдельных мышц и резко обозначенные их концы.

С точки зрения гистологической структуры ограничимся лишь указанием, что громадное большинство мышц *Arthropoda* относится к категории поперечнополосатых, причем они состоят из сравни-

тельно крупных многоядерных клеток. Очень часто отдельные мышцы прикрепляются к скелету при помощи хорошо развитых сухожилий.

Мускулатура Arthropoda может быть разделена на: 1) мышцы самого тела, заведующие его движением, 2) мышцы конечностей, которыми движется вся конечность по отношению к туловищу, 3) мышцы члеников конечности, 4) мышцы внутренних органов. У насекомых прибавляется еще крыловая мускулатура.

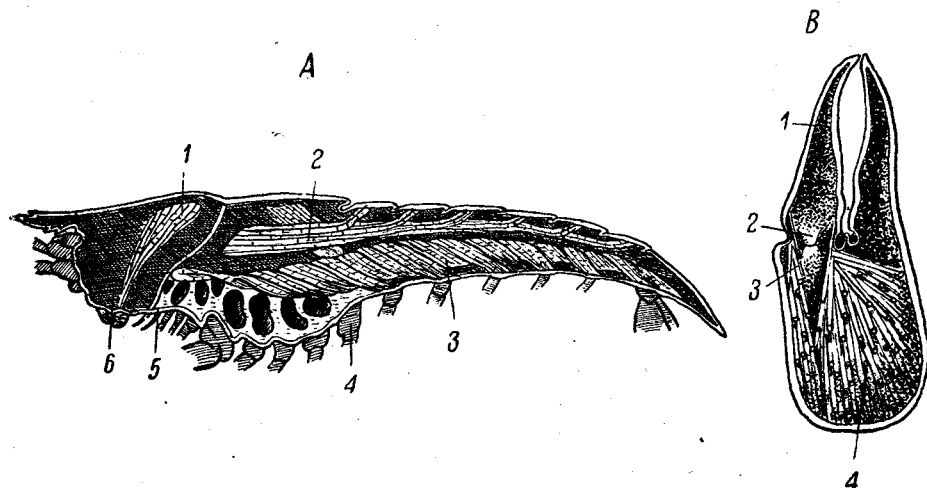


Рис. 25. А — сагиттальный разрез через тело речного рака (*Potamobius*). 1 — мышцы мандибул; 2 — продольная мускулатура, разгибающая брюшко, от которой отходят пучки к отдельным сегментам; 3 — сгибатели брюшка; 4 — последняя пара грудных ног; 5 — челюстные ножки; 6 — мандибулы.

В — мускулатура клешни речного рака.

1 — подвижной членик клешни; 2 — сустав; 3 — мускул, разгибающий подвижной членик; 4 — мускул сгибатель подвижного членика (из Ланга).

1. Мышцы тела. В самом простом случае по сторонам от медианной линии тела располагаются две продольные мускульные ленты — спинная и брюшная. Таким путем всего получается четыре продольных мышцы. Мышцы имеют строго метамерное расположение, прикрепляясь своими противоположными концами к передней части стенки двух соседних сегментов. Такую картину мы встречаем у раков (*Branchipus*), у насекомых (*Gryllus*). При более же сильном развитии туловищной мускулатуры (например *Potamobius*, рис. 25) она расщепляется на более поверхностные метамерные мышцы и на более глубокие, захватывающие по нескольку сегментов. Интересно, что имеется полное основание гомологизировать продольные мышечные ленты Arthropoda соответственным мускулам Polychaeta. Наибольшую правильность расположения эти мышцы сохраняют в брюшке (рис. 26), тогда как в груди и голове первичное положение мускулов сильно маскируется. У насекомых присутствует еще не-

сколько пар боковых, или плевральных, мышц. Спинные продольные мышцы действуют как разгибатели, брюшные — как сгибатели туловища. Гораздо реже в теле встречаются мышцы, прикрепляющиеся обоими концами в одном и том же сегменте. Таков замыкательный мускул, идущий поперек тела от створки к створке у *Ostracoda*, *Conchostraca*, *Leptostraca* и у личинок *Cirripedia*, сюда же относятся брюшные поперечные мышцы у насекомых, а также dorso-ventральные пучки мышц в брюшке *Insecta* и *Arachnoidea*, расположенные по бокам от медианной линии. Поперечные и dorso-ventральные мышцы удаётся произвести от редуцировавшихся кольцевых мышц кожно-мышечного мешка путем их отклонения от первичного положения. То же относится и к плевральным мышцам.

2. Мышцы, двигающие конечности. Мышцы к основанию конечностей спускаются от спинных покровов тергита по бокам от продольных мышц. К основанию каждой конечности подходят два главных мышечных пучка: передний, загибающий конечность вперед, и задний, отгибающий ее назад. Кроме них имеется обыкновенно еще ряд других мускулов. Так, *Weber* (1933) дает для схемы конечности *Insecta* следую-

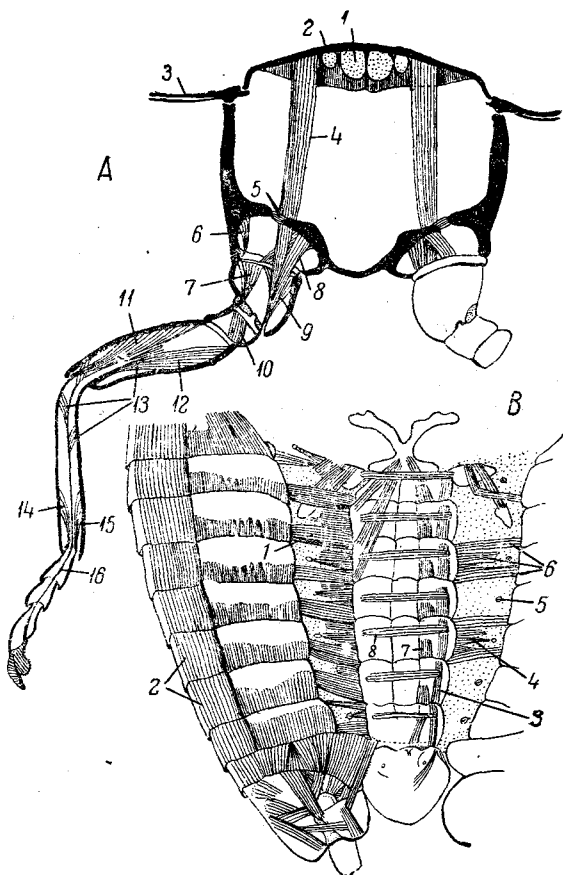


Рис. 26. А — схема поперечного разреза через крылатый грудной сегмент насекомого.

1 и 2 — продольные спинные мышцы; 3 — крылья; 4 — dorso-ventральная мышца; 5 — промежуточный мускул; 6 и 8 — мышцы, идущие к основанию ноги; 7 и 9 — мышцы таза; 10 — двигатель бедра; 11 — разгибатель голени; 12 — сгибатель голени; 13 и 15 — сгибатели лапки; 14 — разгибатель лапки, 16 — сухожилие лапки.

В — вскрытое по срединной спинной линии брюшко *Gryllus*.

1 — поперечные мышцы; 2 — спинные продольные мышцы; 3 — брюшные продольные мышцы; 4 — мышцы стигм; 5 — стигмы; 6 — dorso-ventральные мышцы; 7 — брюшные продольные мышцы; 8 — поперечные мышцы (А — по Веберу, В — по Форду).

щие мышцы (рис. 26). Во-первых, уже упомянутые загибатель и отгибатель. Две аналогичные мышцы имеются и в параподии *Polychaeta*. Во-вторых, от стернита к основанию конечности подходят две другие мышцы, имеющие те же функции. Наконец к тазу прикрепляются еще постоянно встречающиеся у насекомых два мускула, один идущий от тергита, другой — от стернита. Мышцы основания конечностей рассматриваются Snodgrass и другими, как часть кольцевых мышц кожно-мускульного мешка, отклонившихся в конечности.

3. Мышцы члеников конечностей (рис. 25, 26). Чаще всего имеются переходящие из одного членика в соседний два мускула-антагониста — сгибатель и разгибатель. Один из этих мускулов иногда отсутствует или заменяется целой группой мышц. Наконец иногда (например в плавательных ножках *Calanidae*, в члениках лапки насекомых) членик может быть вообще лишен своих мышц: через него лишь проходят мышцы, прикрепляющиеся в соседних с ним члениках. Таким образом подобный членик приводится в движение мышцами других члеников. У насекомых все членики лапки движутся при помощи сухожилия, прикрепленного к основанию коготков мышцами, лежащими в бедре. Большинство мышц конечностей имеет веерообразное строение. Один из концов мышцы переходит в сухожилие, и этот конец всегда сильно сужен.

4. Мышцы внутренних органов столь разнообразны, что описывать их не представляется возможным.

5. Крыловая мускулатура насекомых требует особого рассмотрения. Часть мышц в снабженных крыльями сегментах сохраняет свое обычное распределение — это брюшные продольные мышцы, стернитные мышцы конечностей и мышцы внутри конечностей.

Одна пара дорзальных продольных мышц делает спинку выпуклой. Другая пара продольных мышц прикрепляется своим передним концом к середине спинки и действует до известной степени в качестве антагониста первой. Дорзо-вентральные мышцы сегмента очень усиливаются и вместе с продольными мышцами становятся *непрямыми* летательными мускулами (рис. 27).

Три пары плевральных мышц прикрепляются нижним концом к основанию тазика, верхним же — к спинному краю плевральной пластинки там, где последняя образует крыловое сочленение. Эти мышцы тоже принимают участие в полете и называются *прямыми* летательными мышцами. Опускание крыла производится взаимодействием продольных мышц и двух пар плевральных мышц. Поднимание крыла обслуживается, главным образом, взаимодействием дорзо-вентральных мышц со второй парой продольных спинных мышц.

Насколько сложна мускулатура насекомых — можно судить по следующим примерам. Уже Linné (1762) нашел в туловище гусеницы *Cossus cossus* 1646 мускулов. Voss (1905) в груди и передней половине брюшка сверчка различает 150 мышц, каждая из кото-

рых имеет особое название. Особенно сложна мускулатура головы с ее ротовыми конечностями.

Из этих указаний видно, какое громадное и прогрессивное развитие проделала мускулатура членистоногих по сравнению с таковой кольчецов.

Помимо поперечнополосатой мускулатуры членистоногие могут в очень редких случаях обладать и небольшим количеством гладких мышц. Такие сведения имеются относительно замыкательной мышцы ципривидных личинок *Poecilasma*. У насекомых имеются гладкие одноядерные мышечные волокна под перитонеальной оболочкой половых органов и кишечника, а также в стенках сердца.

В общем можно сказать, что у *Arthropoda* мышечная система беспозвоночных достигает апогея своего развития. Это доказывается не только достижением наибольшей специализации отдельных мышц и большим числом мускулов, но также частым образованием аподем, или эндапофиз, развитием сухожилий и поперечной полосатостью мускулатуры. В физиологическом отношении мускулатура *Arthropoda* тоже не имеет себе равной среди беспозвоночных. Такая частота сокращений, которая наблюдается, например, у крыловых мышц насекомых, нигде больше не наблюдается. Значительная мышечная сила *Arthropoda* (насекомые иногда таскают предметы, почти в сто раз превышающие вес их собственного тела) тоже говорит о высокой организации мускульной системы.

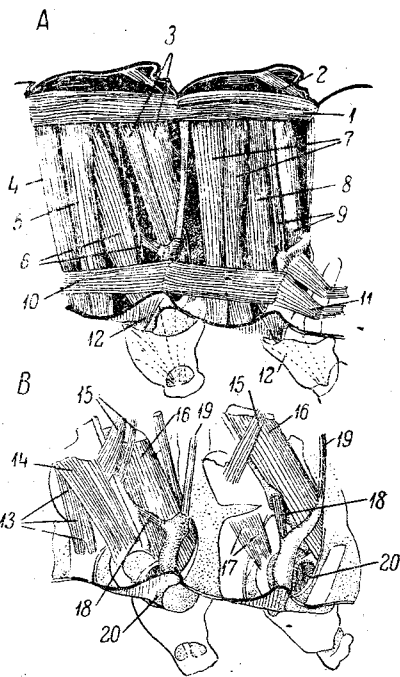


Рис. 27. Мускулатура средне- и заднегруди *Sialis*. А — более глубокие слои мышц правой стороны тела; В — более поверхностные мышцы правой стороны тела.

1 и 2 — спинные продольные мышцы; 3—9 — различные дорзо-вентральные мышечные пучки; 10 и 11 — брюшные продольные мышцы; 12 — мышцы ноги; 13 — 18 — промежуточные мышцы; 19 — межсегментные мышцы; 20 — мышцы таза (по Веберу).

Дополнение к типу членистоногих

Чрезвычайно интересен тот факт, что, помимо *Arthropoda*, прекрасно выраженной пучкообразной системой мышц обладают некоторые несравненно ниже организованные формы, а именно черви, и притом даже представители низших червей. Дело идет о классах *Kinorhyncha* и *Rotatoria*.

Особенное сходство с *Arthropoda* обнаруживают *Kinorhyncha*. Их червеобразное тело состоит из переднего отдела, или хоботка,

который может вворачиваться в следующее за ним туловище. Все тело одето довольно плотной хитиной кутикулой, которая на туловище обнаруживает десяток более тонких перетяжек. Перетяжками туловище делится на одиннадцать подвижно соединенных друг с другом зонитов. Зониты не соответствуют метамерам, представляя собой лишь поверхностную кольчатость. Однако наличие плотного и притом кольчатого наружного скелета налагает сильный отпечаток на мускулатуру, приближая ее к таковой членистоногих.

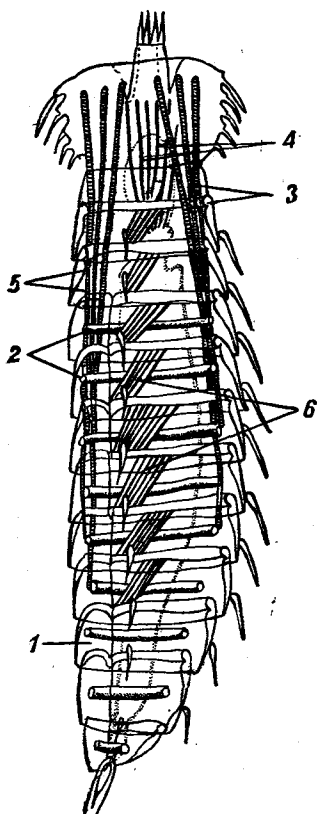


Рис. 28. Схема расположения мышц у *Kinorhyncha*.

1 — вентральная пластинка; 2 — дорзо-вентральные мышцы; 3 и 5 — ретракторы переднего конца тела; 4 — выворачиватели глотки; 6 — косые мышцы (по Ремане).

В состав мускулатуры входят прежде всего расположенные парными пучками продольные мышцы как брюшные, так и спинные. Они лежат под эпидермисом и тянутся лишь из одного зонита в соседний с ним, не далее. Таким путем возникает большое сходство этих мышц с наиболее простым типом метамерных продольных мышц *Arthropoda*. Отсутствие кольцевой мускулатуры, столь распространенной у червей, еще более подчеркивает сходство. Так же имеется в каждом зоните пара пучков дорзо-вентральных* мышц — параллель дорзо-вентральным пучкам *Arthropoda*. Наконец *Kinorhyncha* обладают несколькими парными пучками мускулов — ретракторов хоботка; мышцы эти тянутся через полость тела от внутренних стенок хоботка до четвертого — пятого зонитов туловища (рис. 28). В довершение сходства с членистоногими все мышцы *Kinorhyncha* попеременнополосаты.

Во многих отношениях сходную картину дают и *Rotatoria* (рис. 29). Сплошной кожно-мускульный мешок у них отсутствует. Мускулатура представлена отдельными тонкими, большей частью одноклеточными мышцами нескольких различных категорий. Первую категорию составляют кольцевые мышцы, на некотором расстоянии друг от друга опоясывающие тело, прерываясь, однако, на его брюшной стороне. У отряда *Bdelloida* число их доходит до двенадцати, у других отрядов их гораздо меньше (шесть-семь). Вторая категория — продольные мышцы. В передней половине тела к ней относятся преимущественно мощные ретракторы коловращательного аппарата, в задней — ретракторы ноги. У *Callidina* имеется приблизительно

ставляют кольцевые мышцы, на некотором расстоянии друг от друга опоясывающие тело, прерываясь, однако, на его брюшной стороне. У отряда *Bdelloida* число их доходит до двенадцати, у других отрядов их гораздо меньше (шесть-семь). Вторая категория — продольные мышцы. В передней половине тела к ней относятся преимущественно мощные ретракторы коловращательного аппарата, в задней — ретракторы ноги. У *Callidina* имеется приблизительно

двадцать пар продольных мышц. У коловраток, лишенных ноги, задние продольные мышцы сильно редуцированы. Имеются и дорзо-вентральные мышечные пучки. Кроме того имеются специальные мышцы глотки, полового аппарата, у *Pedalion* — мышцы,двигающие его боковыми отростками, и т. д. В гистологическом отношении мышечная система коловраток представляет смесь гладких и поперечнополосатых мускулов. Так, у *Epiphanes senta*, по Мартини, все мышцы, кроме двух, поперечнополосаты. Поперечнополосаты мышцы ноги *Melicerta*, мышцы глотки и многие другие.

Таким образом у микроскопически мелких, просто устроенных, обладающих первичной полостью тела низших червей мы находим в отношении мускулатуры ряд серьезных точек соприкосновения с гораздо более высоко организованным типом *Arthropoda*. Причины, вызывающие сходство, довольно ясны: наличие плотного, но разбитого на подвижно сочлененные друг с другом участки наружного скелета. Сравнение поименованных далеко стоящих друг от друга

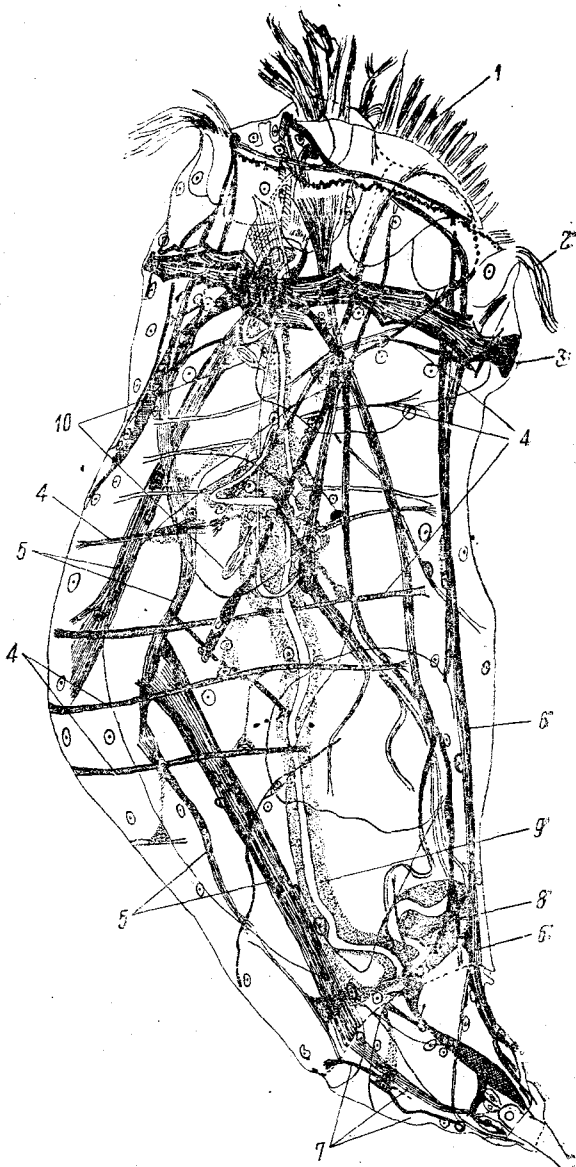


Рис. 29. Мускулатура *Epiphanes senta*; вид животного сбоку.

1 — преоральный венчик ресниц; 2 — посторальный венчик; 3 — сфинктер головного отдела; 4 — поперечные мышцы; 5 — спинные ретракторы туловища; 6 — брюшные ретракторы туловища; 7 — мышцы клоаки; 8 — мочевого пузыря; 9 — канал протонефридия; 10 — терминальные клетки протонефридия. Кругами с точкой обозначены ядра клеток гиподермы (по Мартини).

групп показывает, что не только гистологическое строение (мысль, обоснованная Заварзиным), но и морфология различных систем органов может находиться в известной дисгармонии с общей высотой организации и филогенетическим положением групп.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (Mollusca)

(Смешанный тип мускулатуры)

Нет сомнения в том, что Mollusca развились из форм, обладавших сплошным кожно-мускульным мешком. В дальнейшей эволюции их мускулатуры сочетается влияние нескольких моментов, что и делает

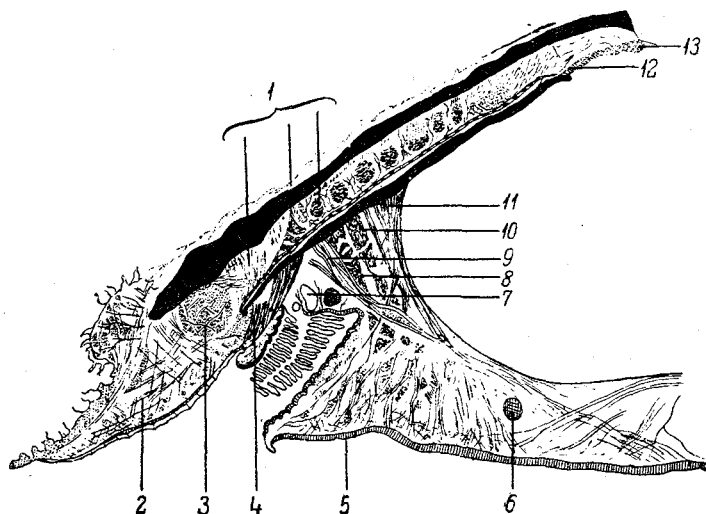


Рис. 30. Поперечный разрез через *Chiton* (внутренности не изображены) для показания мускулатуры. Залиты черным — задняя часть пятой скелетной пластинки и передний конец шестой пластинки.

1 — пучки мышц поперечного мускула между двумя пластинками; 2 — мантия; 3 — продольные мышцы; 4 — внутренний мантийный мускул; 5 — нога; 6 — педальный нервный ствол; 8 и 10 — носые мышцы; 9 — латеро-педальный мускул; 11 — медно-педальный мускул; 12 — косой мускул раковины; 13 — продольный мускул раковины (из Лянга).

получающуюся картину несколько запутанной. С одной стороны, общее усложнение организации должно вести к специализации мускулатуры. С другой стороны, сильное развитие наружного скелета, покрывающего значительную часть тела, должно, наоборот, сопровождаться редукцией мускулатуры. Паренхиматозный тип строения, характеризующий моллюсков, в общем должен содействовать сохранению кожно-мускульного мешка или вторичному его образованию. Наконец развитие плоской ползательной ноги естественно должно прорывать кожно-мускульный мешок на брюшной стороне.

Все перечисленные обстоятельства находят себе частичное отражение в устройстве мускулатуры моллюсков.

Картину наиболее примитивных отношений, хотя и получившуюся путем вторичных изменений, по нашему мнению, мы можем найти у *Amphineura Aplasophora* (*Solenogastres*). Они относятся к низшему классу моллюсков, лишены раковины (вероятно вторично утратили ее) и потеряли ногу, не утратив вместе с тем способности к червеобразному движению. Таким образом у *Aplasophora* отсутствуют главные препятствия к развитию кожно-мускульного мешка. В связи с этим мускулатура *Aplasophora* и носит характер кожно-мускульного

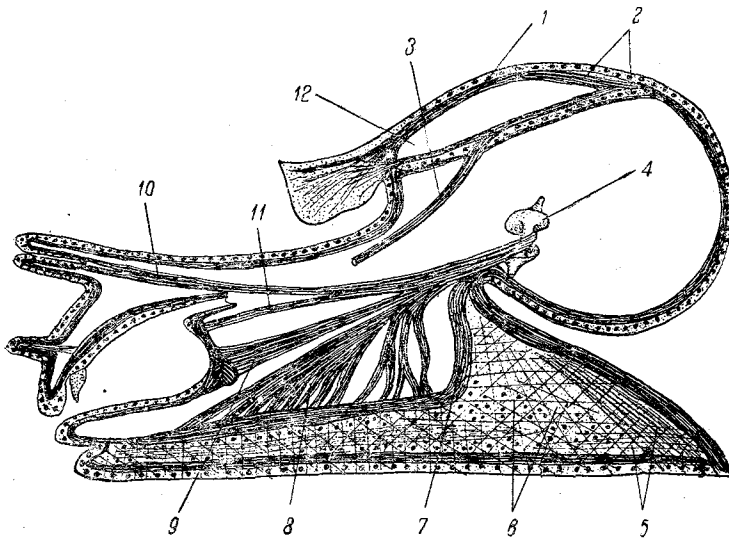


Рис. 31. *Helix pomatia*, сагиттальный разрез животного для показания мускулатуры; схема.

1 — продольные подкожные мышцы; 2 — кольцевые мышцы; 3 — втягиватель penis'a; 4 — кусок столбика (columella) раковины, к которому прикрепляется колумеллярный мускул; 5 — продольные мышцы ноги; 6 — косые мышцы ноги; 7—8 — ретрактор ноги; 9 — 11 — ретрактор глотки; 10 — ретрактор задних щупалец; 12 — легочная полость (по Трапцман).

мешка, состоящего из трех тонких concentрических слоев мышц: наружных кольцевых, далее диагональных и еще глубже продольных.

У снабженных восьмикусковой раковиной и плоской ногой *Amphineura Pласophora* спинная мускулатура приобретает под влиянием раковины расчлененный характер. Действительно, на спине под раковинными пластинками мы находим систему продольных (две пары), косых (одна пара) и поперечных (один уплощенный мускул) мышц, соединяющих друг с другом каждые две соседние раковинные пластинки. Можно предполагать, что продольные мышцы дифференцировались из продольного, а поперечные — из кольцевого слоя мышц первичного мускульного мешка (рис. 30). В ноге, под каждой раковин-

ной пластинкой, а именно под ее передним и задним краями, развиваются две группы мышц, идущих от пластинки к подошве ноги. Как в передней, так и в задней группах мышцы имеют сходное расположение. В каждой группе имеется две дорзо-вентральные мышцы, две перекрещивающиеся с ними медиальные, которые от боковых краев раковины идут по направлению к середине брюшной подошвы, и две косые мышцы, направленные косо вперед.

Все эти дорзо-вентральные или несколько отклоняющиеся от дорзо-вентрального направления мускулы, по аналогии с *Platodes*, могли бы быть производимы от кольцевого слоя первичного кожно-мускульного мешка.

У *Gastropoda* (рис. 31) мышечная система гораздо более специализована. Имеется много мышц частного назначения: мускулатура глотки, языка, полового аппарата, ретракторы щупалец и т. д. Кроме того присутствует один мускул более общего назначения. Это — так называемый *колумеллярный мускул*, втягивающий все животное в раковину. У самых примитивных *Prosobranchia* с колпачковидной раковиной мускул, на поперечном разрезе имеющий вид круга (*Haliotis*), или подковы (*Fissurellidae*, *Docoglossa*), опускается от вершины раковины вертикально к подошве ноги и способствует присасыванию животного к твердому субстрату. У *Prosobranchia*, обладающих завитой раковиной и крышечкой, колумеллярный мускул верхним своим концом прикрепляется к столбику (*columella*) раковины, а нижним — к крышечке ноги. У лишенных крышечки *Pulmonata* колумеллярный мускул является парным и нижние его концы рассеиваются на тонкие мышечные пучки, иррадиируют в ногу. В тех случаях, когда раковина атрофируется (часть *Heteropoda*, большинство *Opisthobranchia*, голые *Pulmonata*), колумеллярный мускул либо просто редуцируется (*Opisthobranchia*, часть *Pulmonata*), либо меняет свою функцию. Так, у плавающих *Heteropoda* он из ретрактора превращается в мышцу, которая производит взмахи ножного плавника, т. е. служит для движения животного. У *Pulmonata*, даже при сохранении колумеллярного мускула, от него отщепляются ретракторы щупалец и ретракторы глотки. У *Pteropoda* нижний конец мускула раздваивается и заходит в боковые выросты ноги, служащие плавниками, т. е. опять-таки получает двигательную функцию.

Наконец у *Gastropoda* хорошо развита мускулатура ноги, а на обнаженных частях тела и подкожная мускулатура. Вся кожа, в том числе и мантия, богата мышечными волокнами, благодаря которым тело весьма сократимо. Мышечные волокна большей частью проходят в самых разнообразных направлениях. Однако у голых моллюсков, например, у большинства *Opisthobranchia*, наблюдается более правильное расположение мышц (кольцевых, продольных и диагональных), так что получается типичный кожно-мускульный мешок, хотя и вторичного происхождения. В ноге развита преимущественно дорзо-вентральная и продольная мускулатура.

У *Lamellibranchia* (рис. 32) сильнее всего развиты мышцы в ман-

тии и в ноге. В мантии наблюдаются три системы мышц: во-первых, мышцы, направляющиеся параллельно поверхности тела к свободному краю мантии, где они прикрепляются к раковине и образуют на ней отпечаток в виде так называемой мантийной линии. Во-вторых, в мантии имеются мышцы, пробегающие параллельно свободному краю мантии. Наконец по краю мантии имеется система коротких мускулов, идущих от внутренней поверхности мантии к наружной, т. е. перпендикулярно к поверхности раковины. У *Lamellibranchia*,

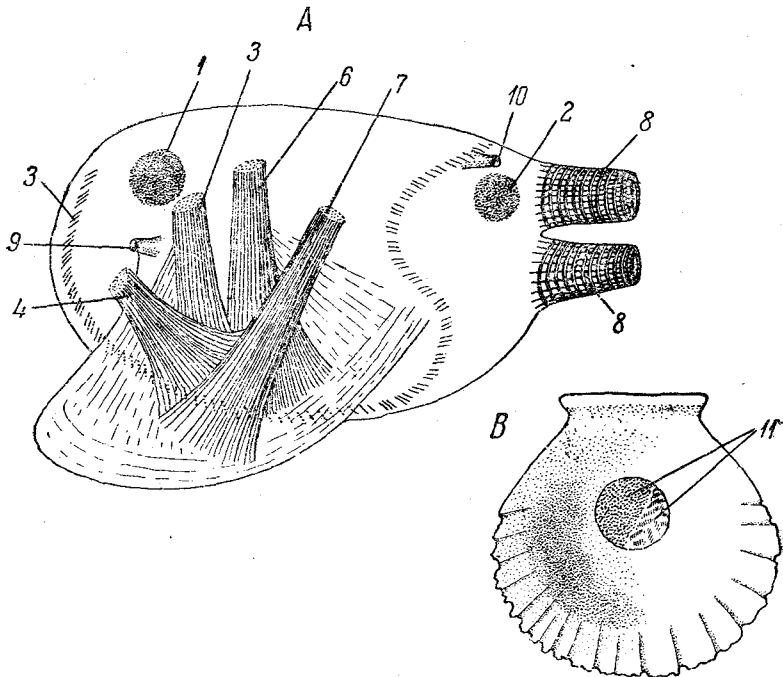


Рис. 32. Мышечная система *Lamellibranchia*. А — общая схема мускулатуры у форм, снабженных сифонами; В — *Pecten* с его единственной замыкательной мышцей (11), состоящей из двух различных участков.³

1 и 2 — передняя и задняя замыкательные мышцы; 3 — (слева) мантийные мышцы; 3 и 7 — ретракторы ноги; 4 — протрактор ноги; 6 — поднимающий ноги; 8 — кольцевые и продольные мышцы сифонов; 9 — рот; 10 — порошок. (Оригинал.)

обладающих сифонами, эти три системы мантийных мышц образуют соответственно кольцевые, продольные и радиальные слои мышц сифонов. Вследствие этого под эпителием сифонов получается настоящий кожно-мускульный мешок. Продольные мышцы сифонов продолжают в мощные мускулы-ретракторы, прикрепляющиеся справа и слева к внутренней стенке обеих створок раковины.

Особенно мощное развитие получают две замыкательные мышцы, пересекающие тело поперек и прикрепляющиеся своими концами к створкам раковины. Передний мускул располагается над пищеводом, — задний — под задней кишкой. У большинства *Lamellibranchia* оба замыкателя раковины развиты одинаково. Однако у ряда

форм, принадлежащих к далеким друг от друга группам, наблюдается тенденция к редукции переднего замыкателя и даже полное его исчезновение. У *Mytilacea* передний замыкатель слабее заднего, у *Tridacna*, *Pecten*, *Anomia*, *Mülleria*, *Aspergillum* и у многих *Ostreidae* имеется вообще лишь задний замыкатель, который испытывает большее или меньшее смещение кпереди и нередко (например у *Pecten*) лежит приблизительно в центре тела животного. В прежнее время пластинчатожаберных с одним мускулом выделяли в особую группу *Monomyaria*, объединив прочих под названием *Dimyaria*. Но не подлежит сомнению, что регресс передней мышцы совершался независимо у различных семейств, так что вышеназванная классификация искусственна. Во время своего развития *Monomyaria* сначала обладают двумя замыкателями, передний из которых позднее редуцируется.

Мускулатура ноги состоит большей частью из четырех пар мускулов, совокупность которых отвечает колумеллярному мускулу *Gastropoda*. Гомология доказывается сравнением низших пластинчатожаберных с низшими *Prosobranchia* (*Fissurella*), у которых колумеллярный мускул на своем нижнем конце тоже распадается на несколько латерально и симметрично расположенных мышц. Одна пара мышц служит для высовывания, две — для втягивания ноги.

У очень подвижных хищных *Cephalopoda* мускулатура отличается особенно сильным развитием (рис. 33). Вся мантия *Cephalopoda* содержит большое количество мышц, залегающих в виде сплошного слоя. Наибольшего развития достигают в ней поперечные мышцы, концами своими прикрепляющиеся к краям дорзальнорасположенной раковины. Своим сокращением эти мышцы прижимают мантию к брюшной стенке туловища, содействуя выталкиванию воды через воронку. Щупальца *Cephalopoda* имеют, кроме общей мускулатуры, которая состоит из кольцевых и особенно мощных продольных мышц, еще специальную мускулатуру присосок, в которых развиты, главным образом, кольцевые и радиальные мышцы. Продольные ретракторы щупалец прикрепляются к головному хрящу или к специальным хрящам, развивающимся в основании щупалец. Плавники тоже снабжены своей мускулатурой, прикрепляющейся к плавниковым хрящам. Но, помимо этих более диффузных мышц, сводимых в общем к мускулатуре кожно-мускульного типа, тело *Cephalopoda* содержит значительное число резко отграниченных специальных мышц, в виде типичных, нередко очень мощных пучков. Многие из этих пучков берут начало от дорзальнорасположенной раковины, или от затылочного хряща и спускаются в разных направлениях к брюшной стенке тела. Они заканчиваются или в воронке (*musculus depressor infundibuli*, *m. adductor infundibuli*, *m. collaris*), или на поверхности головного хряща (ретракторы головы). Совокупность ретракторов головы и депрессоров воронки, расходясь веером от раковины к ноге (воронке) и голове, может быть приравнена колумеллярному мускулу *Gastropoda*. При редукции замыкательного аппарата мантийной

щели, т. е. запонок, развивается иногда (*Octopus*, *Eledone*) специальный парный мускул, пересекающий полость мантии по сторонам от порошницы и соединяющий мантию с брюшной стенкой туловища.

Общее о моллюсках. Из сказанного ясно, что мускулатура моллюсков носит, действительно, смешанный характер. С одной стороны, во многих участках тела, особенно в мантии и в ноге мускулатура сильно напоминает кожно-мускульный мешок червей, с другой стороны (не говоря о мышцах отдельных органов), в теле дифференцируются резко очерченные пучки мышц, напоминающие нам

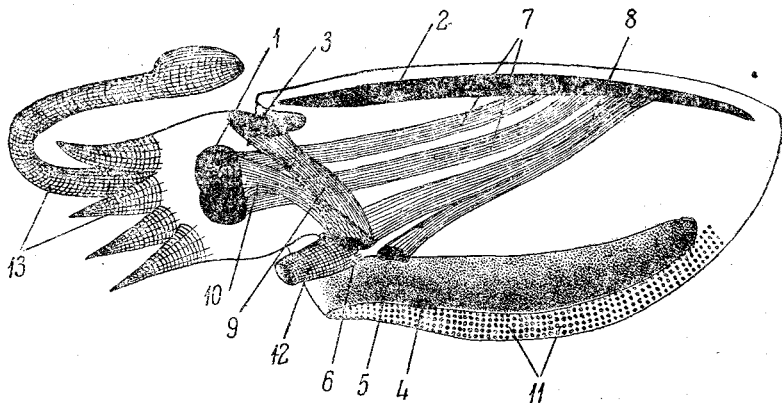


Рис. 33. Схема мускулатуры Cephalopoda Dibranchiata на сагиттальном разрезе через животное; раковина и хрящи зачернены.

1 — головная хрящевая напсула; 2 — раковина; 3 — затылочный хрящ; 4 — стенка мантии; 5 — мантийная полость; 6 — хрящ; 7 — латеральный и медианный ретракторы головы; 8 — мускул-оттягиватель воронки; 9 — мускул, подтягивающий вперед воронку; 10 — шейный мускул; 11 — перерезанные ряды поперечных мышечных волокон в стенке мантии; 12 — воронка; 13 — щупальца. В стенке мантии видны перерезанные ряды поперечных мышечных волокон; в щупальцах видна система продольных и кольцевых волокон (по Лангу, изменено.)

мускульную систему Arthropoda. Таковы колумеллярный мускул Gastropoda и его гомологи у других классов, замыкатели раковин у Lamellibranchia и многочисленные мышцы у Cephalopoda. Мускулатура моллюсков гладкая. Поперечнополосаты только некоторые мышцы глоточного аппарата у Gastropoda и замыкатели раковины немногих Lamellibranchia.

В общем мускулатура моллюсков находится на более низкой ступени строения, чем у членистоногих.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (Echinodermata)

(Редуцированный кожно-мускульный мешок)

Строение мускульной системы иглокожих во многом напоминает моллюсков, что отчасти объясняется сходными действующими причинами. Развитие наружного скелета, либо сплошного (Echinoidea),

либо во всяком случае мало подвижного, сидячий образ жизни большинства ископаемых и некоторых современных Echinodermata — обстоятельства, тормозящие сильное развитие мускулатуры. Кроме того есть еще одна черта эволюции иглокожих, действующая в том же направлении. Предки современных Echinodermata вели сидячий образ жизни и выработали вокруг всего тела прочный защитный скелет. Вследствие наличия сплошной скорлупы при переходе к свободному образу жизни иглокожие стали пользоваться для движения своеобразной амбулакральной системой. Такая субституция мускулатуры амбулакральной системой в свою очередь должна была оказывать тормозящее влияние на развитие мускулатуры тела.

Вследствие этого мускулатура иглокожих в общем слабо развита и дифференцируется, главным образом, в лучах, где скелетные элементы соединяются между собой более подвижно. Хорошо снабжены мускулами лишь подвижные поверхностные выросты тела: амбулакральные ножки, иглы и педицеллярии.

Мускулатура тела сильнее всего развита у Holothurioidea (рис. 35, А) в соответствии с наиболее слабым развитием скелета и амбулакральной системы (Apoda). Мускулатура голотурий есть типичный кожно-мускульный мешок, встречавшийся нами у червей. Она располагается под кожей на протяжении всего тела и состоит из наружных кольцевых и внутренних продольных мышечных волокон. Кольцевой слой — сплошной, хотя мышцы его и прерываются вдоль каждого радиуса.

Продольные мышцы низведены до степени пяти пар продольных лент, расположенных радиально. В передней трети тела от каждой продольной ленты отщепляется пучок волокон, косо пересекающий полость тела и передним своим концом прикрепляющийся к окологлоточному скелетному кольцу. Таким путем получают знакомые нам по мускулатуре многих червей (Gephyrei, Priapulida) ретракторы переднего конца тела. Другим дериватом продольной мускулатуры являются, вероятно, расширители клоаки — мышцы, пересекающие полость тела от стенки его по направлению к стенкам клоаки. Кольцевая мускулатура образует вокруг клоакального отверстия род сфинктера.

У Asteroidea (рис. 34) мускулатура самого тела состоит в каждом луче лишь из трех мышц, которые проходят по аборальной стороне луча вплоть до центра диска, где соединяются с мышцами прочих лучей. По отношению к главной оси тела (линия рот — порошица) эти мышцы занимают более или менее продольное положение. Напротив, мышцы, служащие для подвижного соединения скелетных пластинок, довольно разнообразны и многочисленны. У звезд сюда следует отнести поперечные и продольные мышцы между амбулакральными пластинками, мышцы, связующие амбулакральные пластинки с адамбулакральными, и мышцы, заведующие движением зубов. Последняя категория мышц, соответственно с происхождением зубных пластинок звезд, гомологична межамбулакральным мускулам.

У Ophiuridea (рис. 34) подкожная мускулатура совсем отсутствует. Межпозвонковые мышцы имеются в числе двух пар — оральной

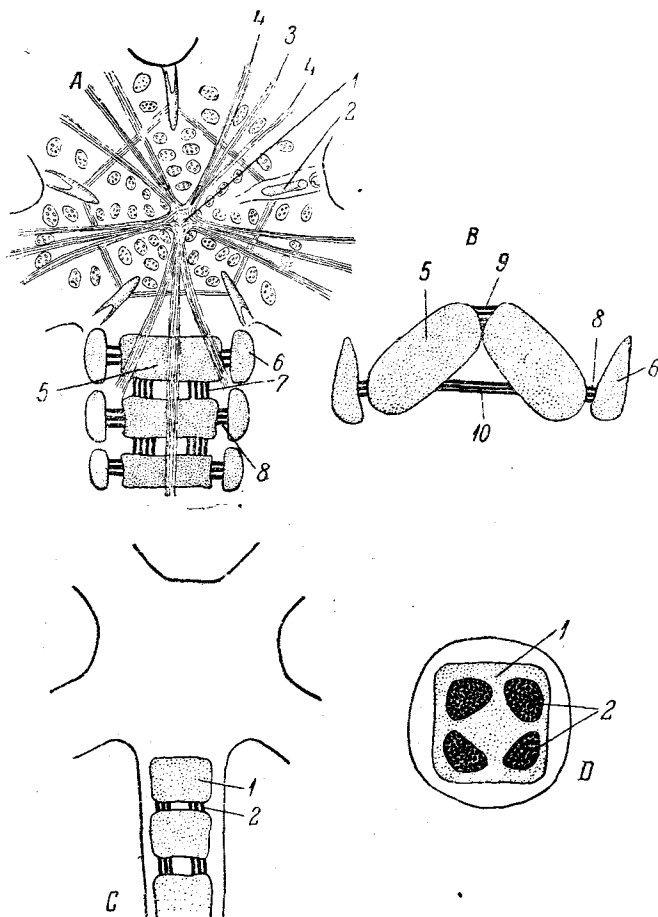


Рис. 34. Схема мускулатуры морских звезд и офиур. А — мускулатура в диске звезды и в начальной части одного из лучей; В — пара амбулакальных и пара адамбулакальных пластинок в поперечном разрезе.

1 — порошица; 2 — осевой орган; 3 и 4 — дорзальные и дорзо-латеральные мышцы; 5 — амбулакральные пластинки; 6 — адамбулакральные пластинки; 7 — мышцы, связующие амбулакральные пластинки; 8 — мускулы между амбулакральными и адамбулакральными пластинками; 9 и 10 — мышцы между двумя амбулакральными пластинками одной пары.

С и D — мышцы офиуры в одном из лучей и на поперечном разрезе через луч.

1 — позвонки; 2 — мышцы. (Оригинал.)

ной и аборальной. Кроме того развита довольно сложная система мышц, заведующих движением околотротоновых пластинок и углов рта.

У Echinoidea Regularia подкожная мускулатура, в связи с развитием сплошного панциря, отсутствует. Единственная имеющаяся у ежей мускулатура — это мышцы между отдельными пластинками аристотелева фонаря (рис. 195). Эти мышцы очень многочисленны и имеют вид строго локализованных и резко ограниченных пучков. Следует отметить, что, в противоположность мускулатуре самого тела, мышцы игол и педицеллярий у ежей развиты очень хорошо.

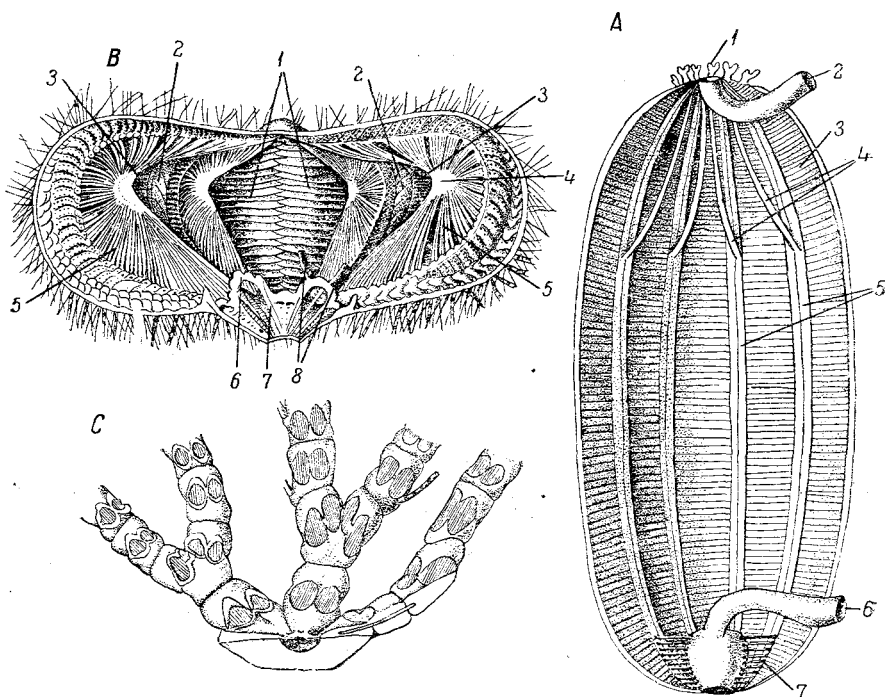


Рис. 35. А — схема мускулатуры голотурии.
1 — щупальца; 2 — перерезанная передняя кишка; 3 — кольцевая мускулатура; 4 — мускулы-ретракторы; 5 — продольные мышцы; 6 — перерезанная задняя кишка; 7 — мышцы клоаки.

В — еж *Asthenosoma* с развитой системой радиальных мышц.

1 — интерамбулакральные пластинки; 2 — амбулакральные пластинки; 3 — радиальные каналы; 4 — сухожильная пластинка, к которой сходятся радиальные мышцы (5); 6 — ушки; 7 — мышцы зубов; 8 — ретракторы жевательного аппарата.

С — чашечка и начало трех лучей морской лилии с парными пучками мышц между скелетными пластинками. (Оригинал.)

У группы ежей Echinothurida (рис. 35) пластинки панциря соединены между собой подвижно, и мышечная система испытывает, в связи с этим, любопытные изменения. А именно, это единственные из Echinoidea, у которых под панцирем развиваются пять пар радиальных мышц. Внизу они прикрепляются к ушкам (auriculae) околоротового скелета, а далее в аборальном направлении упираются в парные ряды амбулакральных пластинок. По своему расположению мышцы Echinothurida вполне отвечают продольным мускулам голотурий.

Сидячий образ жизни Crinoidea препятствует развитию кожной мускулатуры, так что у морских лилий присутствует лишь местная мускулатура (в лучах, на ветвях и пиннулах, между члениками стебелька). В отношении характера связи между элементами скелета у Crinoidea имеется ряд переходов от неподвижного срастания двух соседних пластинок до подвижного сочленения их при помощи мышц. В случаях срастания пластинки физически неразделимы, но разделяются при обработке едким кали. Шов между пластинками может становиться более выраженным. Отсюда мы переходим к непосредственному сочленению, когда на сочленовной поверхности появляются вдавления, или фасетки, для связки и для двух мышц, соединяющих пластинки. На одном краю сочленовной поверхности заметна вырезка, в которой помещается нерв, иннервирующий межпластинковые мышцы. Так дело обстоит с радиальными и брахиальными пластинками у *Rhizocrinus* и др. Наконец в радиальных и брахиальных пластинках большинства лилий сочленовные фасетки становятся яснее, а краевая вырезка для нерва так глубоко внедряется в пластинку, что нерв проходит уже внутри пластинок: пластинки оказываются пронизанными нервом, иннервирующим их мускулатуру. В пластинках лучей и их ветвей обе мышечные фасетки приближены к оральному краю пластинок, тогда как фасетка межпластинковой связки занимает аборальное положение. Таким образом пригибание лучей ко рту производится активно, при помощи мышц, а отгибание их — пассивно, при посредстве эластического лигамента (рис. 35).

Общее об иглокожих. В общем мышечная система иглокожих устроена крайне просто. Гистологически она состоит целиком из гладких мышц. В морфологическом отношении мускулатура Echinodermata осталась на стадии кожно-мышечного мешка. Типично этот мешок более (Crinoidea, Echinoidea, Ophiuridea) или менее (Asteroidea) редуцирован. У Holothurioidea, которые наиболее давно вернулись к свободному образу жизни, кожно-мышечный мешок, вероятно вторично, приобретает более сильное развитие. Заменявшие кожную мускулатуру мышцы скелетных пластин (главным образом межпозвонковые) отличаются в общем слабой степенью дифференцировки и в этом отношении далеко уступают скелетным мышцам членистоногих. В некоторых отношениях мускулатура Echinodermata устроена проще таковой червей.

ТИП ХОРДОВЫХ (Chordata)

(Локализованная мышечная система)

Приводимые нами ниже данные о мускулатуре Chordata плохо вяжутся с представлением о локализованной мышечной системе. Это верно, однако, лишь до тех пор, пока мы имеем дело с низшими хордовыми. У высших хордовых (Vertebrata), составляющих главную

группу в данном типе, но выходящих за рамки нашего курса, мускулатура имеет все основания называться локализованной.

Подтип первичнохордовых (Hemichorda)

Единственный класс этого подтипа, Enteropneusta, обладает весьма примитивным строением мускулатуры. Червеобразное тело этих животных обладает типичным кожно-мускульным мешком из наружных кольцевых и более глубоких продольных волокон. Вся мускулатура гладкая.

В хоботке к этой мускулатуре присоединяются еще дорзо-вентральные мышцы, залегающие в брюшной медианной септе, которая натянута между брюшной стенкой хоботка и его внутренним комплексом органов (потохорд и др.). На обеих сторонах септы залегает по тонкому слою дорзо-вентральных мышц. В воротничке, соответственно залеганию в нем глотки, кольцевые и продольные мышцы имеют более сложное расположение, а кроме того, имеются еще радиальные тонкие мышечные пучки, связывающие стенку тела со стенками глотки. Радиальные мышцы развиты и в туловище. Продольная мускулатура туловища не сплошная, но прерывается вдоль четырех продольных линий: медианные линии брюшной и спинной сторон и две линии, совпадающие по положению с рядами половых отверстий. Таким образом получается четыре продольных мышечных ленты: две дорзальных и две латеро-вентральных.

Кроме общей мускулатуры имеется специальная мышечная система отдельных органов. Отметим среди относящихся сюда мышц кольцевую мускулатуру сердечного мешка.

Подтип оболочников (Tunicata)

Несмотря на сидячий образ жизни, класс асцидий (Ascidiae) обладает подкожной мускулатурой, ибо одевающая тело целлюлезная туника достаточно податлива и тело большинства асцидий сохраняет способность сокращаться. Асцидии обладают кожно-мускульным мешком (рис. 252). У крупных Monascidae мешок состоит из ясных двух слоев, кольцевого и продольного. При этом относительное положение обоих слоев варьирует. В одних случаях (*Dendrodoa*, *Cynthia*) наружным слоем является кольцевой, в других (*Cione*, *Phallusia*) — продольный. У части асцидий мышцы утрачивают правильность расположения и образуют под кожей сеть в разных направлениях перекрещивающихся мышечных волокон. Наконец у отдельных представителей один из слоев может редуцироваться до полного исчезновения, так что остаются только продольные (*Amaroeccium*) или только кольцевые (большинство видов *Colella*) мышцы. Иногда, наоборот, происходит дальнейшее усложнение кожномускульного мешка. Мешок делается трехслойным, путем вставки нового слоя продольных (*Polycarpa*) или кольцевых мышц. Кольцевые мышцы образуют большей частью сплошной слой, тогда как продольные обнаруживают нередко известную локализацию. Так, у *Clavellina* (рис. 252, В)

они, особенно кзади, сходятся в две широкие боковые ленты, у *Syn-
thia discrepans* продольные мышцы прерываются на брюшной сто-

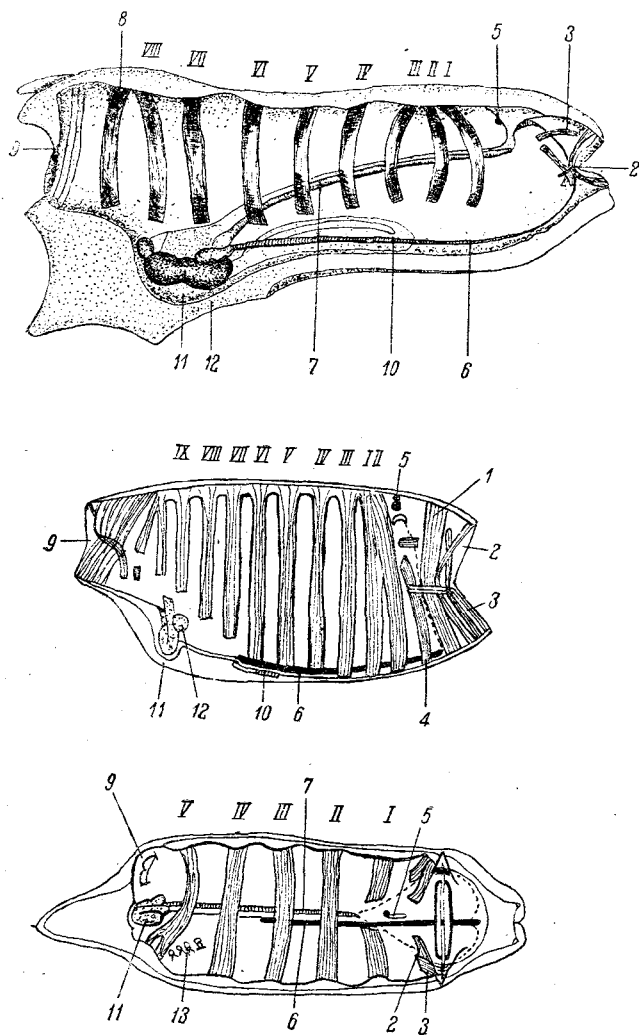


Рис. 36. Мышечная система *Desmomyaria*; сверху — *Salpa fusiformis* (одиначья форма); посередине *Rittersiella amboinensis*; внизу — *Iasis zonaria*, верхний и средний — сбоку, нижний — со спины. I—IX — мышцы туловища. 1—4 — мышцы ротового спфона; 5 — мозг; 6 — эндостиль; 7 — жаберная перегородка; 8 — клоакальные мышцы; 9 — клоака; 10 — столон; 11 — кишечник; 12 — сердце; 13 — эмбрионы (из К ю к е н т а л я).

роне. Особенно любопытно асимметричное развитие кожно-мускульного мешка у некоторых асцидий. Мешок гораздо слабее развит на

той стороне тела, к которой прилегают кишечник. Так, среди представителей семейства Ascidiidae, у *Ascidia virginea* он крайне тонок на левой, у *Abyssascidia wyvilli*, наоборот, на правой стороне тела, в зависимости от локализации кишечника.

По краям обоих сифонов кольцевая мускулатура усиливается и образует резко обособленные сфинктеры (рис. 252, А). Между обоими эпителиальными слоями, образующими жаберный отдел кишечника асцидий, тоже залегают мышцы. Чаще всего здесь развиваются расположенные между соседними рядами жаберных щелей поперечные, но нередко также и продольные тонкие пучки мышц. Поперечные мышцы прерываются вдоль спинной и брюшной медианных линий. Продольные мышцы приходят назад в связь с общей подкожной мускулатурой.

Среди класса Salpae наиболее простые отношения встречаются у отряда Syclostomaria, мускулатура которых может быть легко сведена к частично редуцированному кожно-мускульному мешку. У бесполой особи, или кормилок *Doliolum*, в стенках тела имеется девять широко расставленных кольцевых мышечных обручей, у половых особей — обручей всего восемь. Еще сильнее уменьшается число обручей у ложкообразных латеральных почек, прикрепляющихся при помощи короткого стебелька к спинному столону кормилки. Кроме двух обручей, охватывающих ротовое и клоакальное отверстия, у латеральных особей сохраняется еще два обруча; один из них продолжается в стебелек.

В общем по тому же типу устроена и мускулатура отряда Desmotaenia (рис. 36). Тело салпы опоясано под кожным эпителием десятком или более мускульных обручей, которые, однако, прерываются на брюшной стороне тела и из обручей превращаются в мышечные дуги, открытые на брюшной стороне. По мере приближения к клоакальному сифону дуги смыкаются и образуют здесь несколько полных кольцевых сфинктеров. У краев рта передние дуги отгибаются своими спинными и брюшными концами в обе ограничивающие рот губы. У половых особей мускульных дуг меньше, и они слабее развиты.

Очень оригинальна мускулатура в классе Appendiculariae. Туловище этих мелких животных обычно лишено всяких мышц. Только С h u n у *Megalocercus* описал, особенно вокруг глотки, несколько мышечных волокон неизвестного происхождения. Напротив, хвост Appendiculariae снабжен по бокам хорды двумя плоскими, но мощными мускульными лентами (рис. 37). Ленты слегка асимметричны, ибо левая начинается несколько впереди правой. Каждая лента образована десятью крупными расположенными в один ряд клетками. Ядра клеток имеют вид сетчатых, сплюснутых сбоков пластиночек. Иногда (*Oikopleura*) все ядерные пластиночки одной стороны соединяются в общую ядерную сеть. Мышечные ленты состоят из прилегающих к хорде мышечных фибрилл и из прилегающей к ним снаружи саркоплазмы с ядрами. Фибриллы поперечно-полосаты. Правильное расположение мышечных клеток и известное совпадение их в передней половине хвоста с нервными хвостовыми

ганглиями заставляли в прежнее время говорить о сегментации хвоста, сходной с метамерией Vertebrata. Однако двуклеточные «сегменты» хвоста Appendiculariae не имеют ничего общего по своему происхождению с настоящими сегментами позвоночных. Мускулатура хвоста есть совершенно оригинальное образование аппендикулярий.

Общее о низших Chordata. Принимая во внимание лишь низших Chordata, можно сказать, что основой их мускулатуры является общий кожно-мускульный мешок, который у плавающих форм подвергается частичной (Salpae) или полной (Appendiculariae) редукции. В последнем случае мешок заменяется своеобразной, состоящей из очень малого числа клеток и развитой лишь на протяжении одного участка тела (хвоста) мускулатурой. Пучковое распределение мышц, столь характерное для высших Chordata, здесь еще слабо выражено.

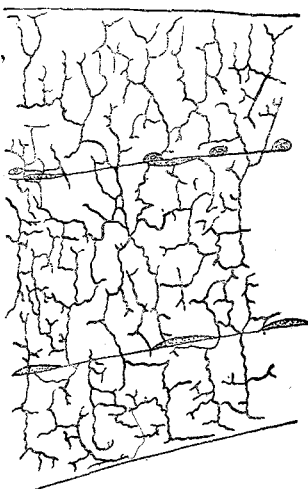
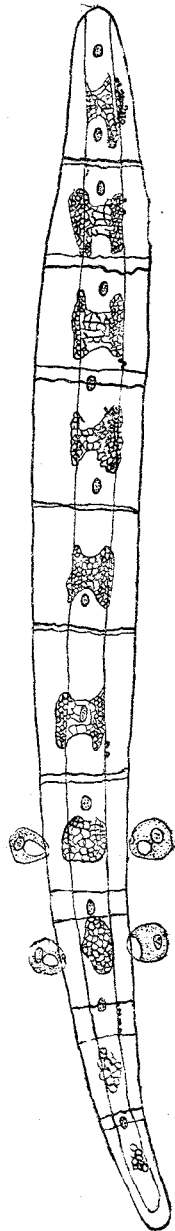


Рис. 37. Мускулатура хвоста Appendiculariae. Справа — *Fritillaria pellucida*, хвост с боковой стороны. Окаймляющий хвост плавник опущен. В хвосте видны мелкие круглые ядра хорды и крупные решетчатые ядра мускульных клеток. Слева — *Oikopleura longicauda*, участок хвоста с разветвленной ядерной сетью, без обособления отдельных ядер (по Зелигеру).



ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О МУСКУЛАТУРЕ METAZOA

1. Гладкая и поперечнополосатая мускулатура. Не говоря о тонкой структуре мышц, мы лишь вкратце остановимся на распределении обоих вышеназванных типов мускулатуры среди беспозвоночных. Это распределение является крайне беспорядочным. Поперечнополосатые мышцы встречаются у беспозвоночных реже, чем гладкие, но уже начиная с низших типов Metazoa. Так, по Moser, часть мышечных волокон Siphonophora поперечно исчерчена, такие же сведения имеются и о кольцевом мускуле зонтика Scyphomedusae.

Среди червей поперечнополосатой мускулатурой обладают Kinorhyncha и Rotatoria, а также загадочная по своим родственным

отношениям группа Chaetognatha. Среди Mollusca поперечнополосатые мышцы представляют редкость (некоторые мышцы глоточного аппарата Gastropoda и замыкательные мышцы немногих Lamellibranchia). Напротив, в типе Arthropoda поперечной полосатостью обычно обладает почти вся мускулатура. Мускулатура Echinodermata и низших Chordata гладкая, кроме хвостовых мышц Appendiculariae и мышц тела у некоторых Ascidiae.

Нередко оба типа мышц встречаются совместно: Siphonophora, Scyphomedusae, Rotatoria, Arthropoda, изредка Mollusca. Весьма любопытный случай наблюдается в этом смысле у Lamellibranchia. Единственный замыкательный мускул *Pecten* (рис. 32, B), *Ostrea* и некоторых других видов резко дифференцирован на два участка: один из гладких, другой — из поперечно полосатых мышечных волокон. Таким образом гистологическая дифференцировка на два сорта волокон может наблюдаться даже в пределах одного мускула.

Итак, в общем можно сказать, что в распределении обоих сортов мышц имеется столь же мало закономерности, как и в распространении инвертированных и неинвертированных глаз.

У различных Metazoa наблюдаются следующие *этапы усложнения мышечной системы*.

1. **Эпителиально-мышечная система.** Встречается лишь среди низших Metazoa, а именно в пределах Coelenterata.

2. **Кожно-мускульный мешок.** Вся мускулатура самого тела образует общий подкожный мешок. Этот тип характеризует собой преимущественно Vermes, а также низших Chordata.

3. **Смешанный тип мускулатуры.** Наряду с частично развитым кожно-мускульным мешком (в ноге, в мантии) выступает значение резко дифференцированных, мощных отдельных мышечных пучков (особенно развитых у Cephalopoda). Этот тип, не особенно ясно отграниченный от предыдущего, распространен у Mollusca.

4. **Редуцированный кожно-мускульный мешок.** Представляя собой в некоторых отношениях результат упрощения мускулатуры второго типа, данная категория характеризует Echinodermata.

5. **Локализованная мускулатура** встречается в тех случаях, когда кожно-мускульный мешок дифференцируется на сравнительно небольшое число отдельных, совершенно определенным способом расположенных мышечных пучков. Этот высший тип мышечной системы встречается у Arthropoda и у всех высших Chordata.

Итак, в отношении мышечной системы различные типы беспозвоночных располагаются в восходящем порядке следующим образом: Coelenterata → Vermes, Echinodermata → Mollusca → Arthropoda, Chordata.

ОПОРНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ И СКЕЛЕТ

Скелет, или опорные образования, взятые в широком смысле, встречаются у громадного большинства беспозвоночных и имеют следующие главные назначения.

1. Общераспространенной функцией скелета беспозвоночных является защита организма от различных вредных внешних воздействий, преимущественно механических.

2. Однако не менее важна роль опорных образований как формативных элементов. Очень часто причиной того, что организм имеет известную константную для него форму тела, служит присутствие внутри него (*Radiolaria Acantharia*, *Spongia*) или на его поверхности (гидроидные полипы, *Arthropoda* и др.) твердых опорных элементов, на которых мягкие плазматические части растягиваются в виде чехла или выполняют скелет наподобие воды, сохраняющей форму содержащего ее сосуда.

3. Наконец еще одно значение скелета заключается в том, что он является местом прикрепления мышц, следовательно, дает точки приложения силам, продуцируемым мускулами.

Термин «скелет и опорные образования» мы будем понимать в широком смысле слова, понимая под ним и внутриклеточный скелет *Protozoa* и соединительнотканые образования типа базальной перепонки кишечнополостных.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Химический состав опорных образований разнообразен, причем прежде всего их можно разделить на скелет органический и неорганический.

Органический скелет

Органический скелет следует признать более примитивным, по сравнению с минеральным. Это видно, во-первых, из того, что даже во всех случаях нахождения у организмов минерального скелета он обладает известным более или менее сильно выраженным органическим субстратом. Кроме того и эмбриологически минеральный скелет очень часто закладывается позже органического (раковина моллюсков, скелет позвоночных и др.). Есть основания предполагать, что и в пределах остальных групп животных, обладающих скелетом, органический скелет представляет более древнюю филогенетическую черту (например у *Rhizopoda*).

Хитиновый и хитиноидный скелет. Этот род скелета крайне широко распространен во всем животном царстве. Несмотря на это,

с химической стороны исследование многих хитиноидных скелетов находится еще в зачаточном состоянии. Лучше всего известны свойства типичного хитина членистоногих, с которого поэтому и удобнее начинать описание.

Х и т и н о в ы й с к е л е т. Хитин представляет собой в тонком слое бесцветное, в более толстых слоях желтоватое или буроватое вещество, продукт деятельности эктодермы. Хитиновый скелет одевает тело снаружи, а также выстилает различные впячивания эктодермы, как то переднюю и заднюю кишки, протоки желез и т. п.

Наиболее яркое химическое свойство хитина — его упорная сопротивляемость различным растворителям. Длительное кипячение хитина с концентрированными едкими щелочами не вызывает в нем изменений. Органические кислоты тоже на него не действуют, а из минеральных только концентрированные серная и соляная кислоты растворяют хитин на холоду, причем он переходит в раствор, не изменяясь, и может быть осажден в чистом виде водой. Только нагревание с кислотами быстро разлагает хитин.

Состав хитина приблизительно таков: 47% углерода, 6,5% водорода и 6,5% азота.

Таким образом, по терминологии F ü r t h, хитин есть углеводоподобное азотсодержащее соединение.

Типичный хитин имеет следующее распространение в животном царстве. Им обладают в покровах все членистоногие. У моллюсков хитин имеется всегда в радуле и челюстях, раковина же содержит его в значительном количестве лишь у *Cephalopoda* и некоторых *Lamellibranchia*. Из червей аннелиды обладают хитиновыми щетинками, а у пиявок и вся кутикула является хитиновой. Кроме того хитин встречается в цистах мшанок и в раковине *Lingula*. Наконец среди кишечнополостных хитин широко распространен в оболочке гидроидных полипов (*Hydroidea*). Вообще можно сказать, что хитин или хитиноидные вещества составляют почти столь же широко распространенный компонент скелета у беспозвоночных, как клетчатка у растений. Интересно, что, по работам P. S c h u l z e (1922), разница между этими двумя веществами, характеризующими собой царство животных и царство растений, не столь существенна, как это до сих пор принималось. Хитин, нормально окрашивающийся подом с серной кислотой в бурожелтый цвет, после сильного нагревания с едкой известью дает особое вещество, *хитозан*; хитозан же при действии поды и серной кислоты или при прибавлении хлорцинкиода дает фиолетовое окрашивание, напоминающее реакцию клетчатки. S c h u l z e, отмечая это, считает, что именно хитозан есть чистый хитин, освобожденный кипячением от разных примесей. Действительно, и у растений не всякая клетчатка, а только клетчатка чистая дает цветовые реакции с хлорцинкиодом и подом и серной кислотой. Таким образом, по S c h u l z e, остается один отличительный цветовой признак хитина от клетчатки: хитин под влиянием поды с серной кислотой дает всегда фиолетовое, а не синее (как клетчатка) окрашивание.

Хитиноидный скелет. Под хитиноидным скелетом мы разумеем кутикулярные образования, главным образом, червей, но также и некоторых других беспозвоночных, которые по физическому строению и по способу происхождения примыкают к хитину, но более или менее отличаются от хитина, преимущественно в смысле стойкости, в химическом отношении. Нет сомнения в том, что все органические кутикулярные образования должны находиться между собой в принципиальном химическом родстве.

Кутикула *Lumbricus*, различных *Polychaeta*, *Sipunculus*, *Ascaris* и некоторых других червей, в противоположность хитину, легко растворяется при кипячении с едким кали. Другие данные говорят, что здесь кутикула образована каким-то альбуминоидом, т. е. веществом, примыкающим к белкам, но более простого строения. Таким образом, повидимому, эти кутикулы не могут быть отнесены к одной категории с хитином. На самом деле, однако, между типичным хитином и упомянутыми кутикулами должны существовать многочисленные переходы.

Трудно думать, что щетинка дождевого червя, имеющая то же волокнистое строение, как и кутикула животного, выделяемая такими же эпителиальными клетками и представляющая собой не что иное, как местное утолщение кутикулы, что такая щетинка состоит из резко отличного вещества. А между тем щетинки неоспоримо состоят из настоящего хитина.

Или, например, выстилка всей передней кишки *Lumbricus* альбуминоидна, небольшое же колечко в ней состоит из хитина. Далее, у крайне близких между собой и филогенетически и анатомически групп червей, а именно *Oligochaeta* и *Hirudinea*, кутикула в первом случае слагается из альбуминоида, а во втором — из вещества, близкого к углеводам. Наконец иногда один и тот же элемент (например щетинка) в ранних стадиях образования не обнаруживает некоторых характерных свойств хитина (например нерастворимость в уксусной кислоте), которые проявляются в нем во вполне готовом его виде.

Все это заставляет нас признавать основное сходство большинства кутикул беспозвоночных с хитином, считая хитин результатом дальнейшего, если можно так выразиться, уплотнения этих кутикул.

К хитиноидным веществам относится также «псевдохитин» *Protozoa*, из которого состоят кутикулярные раковинки некоторых *Rhizopoda*, жгутиконосцев и инфузорий (например *Tintinnoidea*). Под псевдохитином понимается органическое азотистое вещество, дающее многие реакции, характерные для белков. Поэтому оно должно быть отнесено к альбуминоидам, по составу ближе всего стоящим, повидимому, к кератину.

«Спонгин» скелета роговых губок может быть сопричислен сюда же. Спонгин медленно растворяется холодными минеральными кислотами и едкими щелочами. Характерно для спонгина содержание в нем иода (до 1,5%). В остальном спонгин содержит 49% углерода, 6% водорода, 16% азота и 28% кислорода.

«Корнеин» скелета роговых *Octocorallia* близок к спонгину не только по процентному содержанию углерода, азота и водорода, но и по богатству его иодом, которого может быть от 1 до 7,8% (у *Gorgonia cavolinii*). Интересно, что врачи конца средних веков прописывали пациентам, страдающим от зоба, принятие внутрь губок и кораллов (поджаренный *Acyonium palmatum*), т. е. иодные препараты, не зная, конечно, о содержании в них иода. Между тем содержащий иод подотирин щитовидной железы дается, но уже на строго научном основании, при том же заболевании современной медициной.

«Конхиолином» называют органическое вещество раковин моллюсков. Из конхиолина в раковинах образуется самый наружный слой, или *periostracum*, а кроме того, и вся остальная часть раковины содержит в себе легкий конхиолиновый остов. Его можно получить, обработав раковину слабой соляной кислотой.

Белковый характер этого вещества вытекает уже из процентного содержания в нем углерода (50%), водорода (6,5%), азота (16,5%) и серы (0,8%). Кроме того конхиолин дает реакцию Милона и окрашивание в синий цвет при подогревании с концентрированной соляной кислотой, желтое — с азотной кислотой. Итак, по *F ü r t h*, это есть белкообразное вещество.

Что касается до *Echinodermata* и низших *Chordata*, то у них хитиноподобные кутикулярные образования отсутствуют.

Скелет из клетчатки. Имеются животные организмы, у которых скелет состоит и из настоящих углеводов, а именно клетчатки. К таким прежде всего относятся некоторые *Mastigophora*, в частности *Dinoflagellata*. Сходство оболочки этих жгутиконосцев с оболочкой растительных клеток вполне естественно, ибо мы знаем, что многие *Mastigophora* стоят на границе животного и растительного царств; таковы и *Dinoflagellata*.

Большую сенсацию вызвало открытие *Schmidt* (1845) того факта, что оболочка *Tunicata* образована целлюлезой. В свое время факт этот казался особенно поразительным потому, что тогдашние ученые в течение первой половины XIX века упорно старались установить между различными группами организмов как можно более резкие границы, и одним из отличий растительного царства от животного считалось присутствие только в первом из них клетчатки.

Парижская Академия Наук назначила даже специальную комиссию для проверки данных *Schmidt*, которые в общем подтвердились. Правда, вещество оболочки *Tunicata* в некоторых второстепенных пунктах разнится от типичной клетчатки, и потому даже было названо *Berthelot* «туницином», но во всем существенном это та же целлюлеза (44% углерода и 6% водорода), отвечающая формуле клетчатки $C_6H_{10}O_5$.

Подобно клетчатке оно резистентно по отношению к щелочам, даже кипящим. Концентрированная серная кислота и дымящаяся азотная кислота заставляют туницин растворяться. Туницин, подобно клетчатке, растворяется в реактиве Швейцера. Наконец иод в при-

сутствии серной кислоты окрашивает туницин в темносиний цвет. Только с хлорцинкиодом туницин, в противоположность клетчатке, не дает фиолетово-синего окрашивания, которое появляется лишь после предварительного нагревания его с едким кали. Таким образом мы имеем право именовать туницин животной клетчаткой.

Недавно Д о г е л ь (1922) описал присутствие клетчатки в скелете инфузорий из отряда *Entodiniomorpha*, громадными массами паразитирующих в кишечнике копытных. Субкутикулярные скелетные пластинки *Entodiniomorpha* (*Ophryoscolex* и др.) без всякой предварительной обработки дают цветовые реакции, характерные для клетчатки: от хлорцинкиода становятся фиолетовыми, от иода с серной кислотой синеют. Ввиду некоторых отличий от клетчатки (более легкая растворимость в щелочах и кислотах) этому типу животной клетчатки дано название «офриосколецина». P. S c h u l z e (1924) высказывается против целлюлезного характера офриосколецина, считая пластинки за скопления запасного питательного вещества, гликогена, благодаря тому, что при известных условиях скелет окрашивается хлорцинкиодом в бурый цвет.

Позднее С т р е л к о в (1929) подробно исследовал скелет *Entodiniomorpha* и пришел к выводу, что он содержит близкое к клетчатке вещество, типа так называемых г е м и ц е л л у л е з.

Соединительнотканый и хрящевой скелеты. Оба рода скелетов относятся к одной категории, ибо хрящ представляет собой одну из вариаций соединительной ткани.

Соединительнотканые образования в узком смысле слова крайне часто встречаются у беспозвоночных. Такова мезоглея губок и кишечнотолстых, которая может то разбухать в водянистый (96% воды) студень зонтика медуз, то сжиматься в тонкую и плотную «базальную мембрану» полипов *Hydroidea*. Такая же базальная мембрана играет опорную роль у *Platodes*. Наконец у червей и моллюсков имеются во многих местах тела соединительнотканые прослойки, а у *Echinodermata* имеется мощный слой подкожной соединительной ткани.

Хрящ у беспозвоночных образуется несравненно реже. Он встречается преимущественно у *Mollusca*: субрадулярный хрящ *Gastropoda*, головной и другие хрящи *Cephalopoda*. Кроме моллюсков хрящ найден в головных жабрах некоторых *Polychaeta* и у *Limulus* из членистоногих.

В химическом отношении соединительная ткань и хрящ беспозвоночных несколько разнятся от таковых у позвоночных, не содержа в себе ни типичного коллагена, ни хондриотина, характерных для позвоночных.

Неорганический скелет

Неорганический скелет возникает в виде минеральных отложений, покоящихся на более или менее сильно развитом основном органическом субстрате.

Эти минеральные отложения чаще всего образованы кремнеземом или углекислой известью.

Кремнеземный скелет (SiO_2). Скелет из кремнезема наблюдается у ряда преимущественно низших беспозвоночных. Из него состоят раковинки некоторых Rhizopoda (*Euglypha* и др.), скелет Heliozoa и Radiolaria (кроме Acantharia), очень изящный скелет миниатюрных Silicoflagellata.

Среди Metazoa кремнеземным скелетом обладают губки (многие Spongaspongia и др.). Возникает вопрос: в каком виде кремнезем находится внутри скелетных элементов? Спиккулы кремнеземных губок состоят из аморфной кремнекислоты, аналогичной веществу опала и искусственно получаемых кремнеземных гелей. Относительно скелетов Rhizopoda Аверинцев (1906) и Rumbler (1891, 1911) держатся того мнения, что в них кремнезем находится в тесном химическом соединении с каким-то органическим веществом.

Интересен вопрос, откуда из окружающей среды берут животные необходимые для образования их скелета количества кремнезема. По отношению к морским организмам этот вопрос загадочен в том смысле, что количества растворенного в морской воде кремнезема ничтожны: одна часть его приходится на 200 000—500 000 частей воды. Трудно себе представить, как эти малые количества могут доставить материал для постройки скелетов бесчисленных полиципланктонных Radiolaria и диатомовых водорослей. Fürth предполагает (несколько изменяя ранее высказанную мысль Müggau), что кремнезем в радиоляриях и губках может образовываться за счет силикатов алюминия (глина), всегда в значительном количестве взвешенных в воде; эти частицы захватываются организмами внутрь их тела и подвергаются переваривающему воздействию их клеточных соков.

Скелет из целестина (SrSO_4). Скелет из целестина имеется у одного отряда радиолярий, а именно у Acantharia. Правда, сначала Шевяков (1903) считал, что скелет этого отряда образован водными силикатами. Однако Bütschli, исследуя скелет одной аберрантной сидячей формы Acantharia (*Podactinelius*), пришел к выводу, что главную часть его составляет сернокислый стронций. Это доказывается не только реакциями растворения и формой кристаллов, осаждающихся из раствора, но и характерным розовым окрашиванием пламени при накаливании раствора скелетных игол в соляной кислоте в платиновом ушке.

С тем же результатом эти исследования были затем распространены и на типичных плавающих Acantharia.

Скелет из углекислой извести (CaCO_3). Из всех неорганических веществ, служащих для построения скелета беспозвоночных, соли извести, а среди них особенно углекислая известь, стоят безусловно на первом месте. Стоит хотя бы вспомнить о раковинках большинства корненожек, отложения которых образуют иногда мощные пласты известняков или целые горные массивы. В таких отложениях часто встречаются в большом количестве и иглы известковых губок

(Calcareae). Еще большую роль в построении земной коры играют известковые скелеты кораллов, созидателей коралловых рифов. Из того же материала состоит панцырь Echinodermata, раковины Mollusca, стенки колоний некоторых мшанок. Наконец панцырь раков и хитиновые покровы других Arthropoda часто бывают импрегнированы углекислой известью.

Углекислая известь встречается в неорганической природе в трех разновидностях. Во-первых, в аморфном, не кристаллическом виде, удельного веса около 2,2. Во-вторых, в виде кристаллов известкового шпата — гексагональной системы, с удельным весом 2,7. В-третьих, в виде кристаллического же арагонита — ромбической системы, с удельным весом около 3.

Оказывается, что во всех этих трех формах углекислая известь может находиться и в организме животных. У Crustacea и Myriapoda известь отлагается в панцыре в аморфной форме; у Rhizopoda, Spongia, Echinodermata скелет состоит из известкового шпата, а в пределах класса Anthozoa группа Octocorallia обладает спикулами из шпата, тогда как скелет Hexacorallia имеет явственные свойства арагонита. Наконец иногда одна часть скелета может обнаруживать одно, другая — другое строение. Этот случай мы находим в раковинах Mollusca. По наблюдениям Leydolt (1856) и Bütschli (1908), призмовый и перламутровый слои их раковины имеют разный состав. Чаще призмовый слой раковины образован известковым шпатом, а перламутровый — арагонитом (*Pinna*, *Mytilus*, *Avicula*). Однако иногда мы находим и обратные отношения (*Pecten*, *Ostrea*); иногда, наконец, оба слоя состоят из арагонита (*Anodonta*, *Margaritana*). В неорганической природе известковый шпат обыкновенно содержит большую или меньшую примесь магнезита ($MgCO_3$), тогда как арагонит свободен от нее. Эта особенность распространяется, оказывается, и на скелеты животных. Скелеты Calcareae, Echinodermata, Octocorallia, состоящие из известкового шпата, содержат кроме него довольно значительное количество магнезита (иногда до 9%). Напротив, раковины Mollusca, по крайней мере наполовину слагающиеся из арагонита, обнаруживают наличие всего 0,5—0,9% магнезита.

Кроме магнезита в известковом скелете нередки и другие неорганические примеси. Наиболее распространена примесь фосфорнокислой извести, наблюдаемая в раковинах Mollusca (0,1—0,9%) и особенно в эпифрагме Pulmonata (до 5,5%), в панцырях Crustacea (от 0,7 у *Lepas*, до 14% у речного рака), а также у некоторых Octocorallia (у *Pennatula* 16—23%). Редко встречается гипс, изредка барий (Xenophyophora). Также редка окись железа, присутствие которой в некоторых случаях вызывает окрашивание скелета в красный цвет (до 4% в скелете *Corallium rubrum*, до 16% в цементе раковины у корненожки *Harporhagmium*).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА

Прежде чем устанавливать различные типы скелета и характеризующие их морфологические адаптации, сначала разберем строение скелета у различных групп животного царства. Этот разбор будет служить базой для следующего раздела «Общая типология скелета».

СКЕЛЕТ PROTOZOA

Для большинства систем органов различия между простейшими и многоклеточными организмами столь велики, что рассмотрение Protozoa не может быть включено в сравнительную анатомию беспозвоночных. Однако скелет простейших нельзя обойти молчанием, ибо у них некоторые типы скелетов не только представлены наиболее полно, но и следуют вполне тем же закономерностям, как и скелет многоклеточных.

Класс саркодовых (Sarcodina)

Подкласс корненожек (Rhizopoda)

Корненожки обладают в качестве скелета одевающей их тело цельной раковиной. Эволюция однокусковой раковины у Protozoa лучше всего может быть прослежена в подклассе Rhizopoda, над чем в данном направлении особенно много проработал R h u m b l e r (1914) и др.

Исходной формой раковинных Rhizopoda являются голые амебодные организмы. Первый шаг к образованию раковины заключается в выделении животным тонкой органической оболочки, сначала тесно прилегающей к телу и имеющей отверстие для выхода псевдоподий. Эта оболочка, отставая затем от тела и уплотняясь, превращается в настоящую раковину. В дальнейшем эволюция раковины заключается в изменении формы, материала и веса раковины в сторону усовершенствования защиты тела, упрочнения раковины и увеличения ее портативности.

У некоторых однокамерных Rhizopoda тело прикрыто лишь с верхней стороны раковиной, имеющей форму колпака (*Cochliopodium*) или горшечка (некоторые *Diffugia*), тогда как нижняя сторона открыта, и на ней-то образуются животным псевдоподии для движения и захвата пищи. Однако у громадного большинства Rhizopoda наблюдается тенденция сузить отверстие, служащее для выхода псевдоподий, или устье, чтобы этим «помешать проникновению внутрь раковины разного паразитического сброда», по выражению одного из авторов. Сужение устья в одних случаях совершается при помощи подгибания краев раковины на нижнюю сторону (*Arceella*, рис. 38) или же посредством сужения раковины в виде шейки на месте устья (*Diffugia*, рис. 38, и мн. др.).

Уменьшение устья естественно ведет к соответствующему уменьшению количества псевдоподий, т. е. органов захвата пищи. В про-

тивомес этому вредному явлению у многих *Rhizopoda*, кроме главного отверстия, образуются на раковине многочисленные мелкие (2—15 микронов в диаметре) «стенные поры», пропускающие через себя тонкие, нитевидные псевдоподии. Прежде этому признаку придавалось большое значение, и были установлены даже две группы: *Imperforata* и *Perforata*. К продырявленным *Perforata* принадлежат исключительно морские корненожки. Теперь классификация *Rhizopoda* поκειται на других, более существенных признаках. Вещество раковины *Rhizopoda* в наиболее простых случаях представляет собой *псевдохитин*. Такие раковины (*Arcella* и др.) состоят обычно из тонкого бесструктурного внутреннего слоя и наружного ячеистого слоя из гексагональных призм. *Rhumbler* полагает, что призмы возникают в виде капелек, которые при соприкосновении с водой застывают и при этом, вследствие взаимного надавливания, принимают характер призм, подобно клеткам цилиндрического эпителия.

Очень часто, однако, псевдохитиновая основа раковины инкрустируется посторонними твердыми частицами; таким образом, здесь органическое вещество служит лишь цементом, связующим эти частицы. Характер частиц разнообразен: чаще всего для постройки раковины служат зерна кварца (рис. 40, 1) или известняка, реже частицы ила. Довольно часто для той же цели применяются пустые раковинки других, мелких *Rhizopoda* (рис. 38), кремнеземные панцири диатомей, иглы губок (рис. 38, D) и т. п. Посторонние частицы могут либо торчать наружу, выдаваясь из стенок раковины, либо они замурованы в цемент (рис. 40, 3), что зависит от толщины слоя последнего. Все посторонние частицы сначала захватываются при помощи псевдоподий внутрь плазмы и лишь впоследствии откладываются на поверхности раковины. Таковы раковины *агглютинирующего* типа.

Большинство современных *Rhizopoda* обладают раковинами третьего типа, в которых органическая основа пропитывается минеральными веществами, воспринятыми телом животного: происходит окремнение или обызвествление раковины. Переход к чисто известковым раковинам очень естественно образуется такими формами агглю-

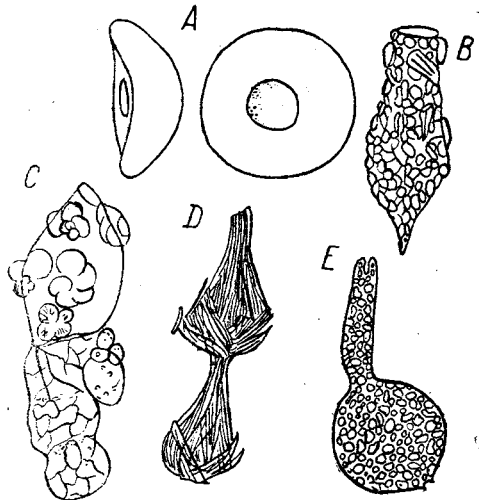


Рис. 38. Раковины корненожек. А — *Arcella* в профиль и снизу; В — *Diffugia*; С и D — агглютинирующие формы, строящие раковину из раковинок мелких корненожек (С) или игол губок (D); Е — *Webbinella* (по Румблеру).

тинирующего типа, у которых соединительный цемент начинает все сильнее преобладать над посторонними частицами, пропитываясь в то же время известью.

Затем посторонние частицы сходят на-нет, и остается один органический обызвествленный цемент белого цвета. Известь содержится в раковинах *Rhizopoda* в виде известкового шпата с примесью 0,3—12% магнезита. Строение известковых раковин явственно ячеистое, причем стенка их состоит из четырех-пяти рядов ячеек, стенки которых густо усажены зернами углекислой извести. Интересно, что частицы углекислой извести определенно оптически ориентированы. А именно, уже *Ehrenberg* знал о двояком лучепреломлении раковин. При рассматривании в поляризованном свете с перекрещенными николями каждая камера раковины дает красивую радужную игру цветов и так называемый отрицательный темный крест.

А это показывает, что каждая камера ведет себя в поляризованном свете как цельный, состоящий из радиальных волокон кальцита сферокристалл.

У кремнеземных раковин кремнезем обыкновенно выделяется в виде разнообразных форменных образований. Это — неправильные тельца (рис. 39), как бы склеенные из отдельных шариков (*Lequereusia*), иногда необычайно похожие на зерна кварца, почему и были

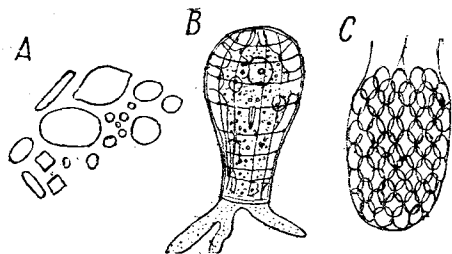


Рис. 39. Кремнеземные тельца из раковины: А — *Nebela*; В — *Quadrule*; С — *Euglypha* (А — по Аверинцеву, В — из Ланга, С — оригинал).

названы «псевдокварцем» (*Penard*, 1910). Они, однако, отличимы от зерен песку своими закругленными краями и углами, оптическими свойствами (при скрещенных николях темны, тогда как кварц сверкает всеми цветами радуги), а главное, тем, что обладают вполне соответствующей стенкам раковины степени выпуклости. У других кремнистых *Rhizopoda* кремнезем образует тоненькие многоугольные (*Nebela*) или квадратные (*Quadrule*) плитки, или эллиптические пластиночки (*Euglypha*, рис. 39), или же продолговатые палочки. Эти пластинки соприкасаются друг с другом наподобие троттуарных плит или несколько заходят друг на друга краями, как черепицы.

В указанном нами порядке от чисто органических раковин к пропитанным минеральными солями шло и филогенетическое развитие раковин *Rhizopoda*, как об этом свидетельствуют палеонтологические данные. К сожалению самые корни филогенетического дерева *Rhizopoda* скрыты от нас их плохой сохранностью в древнейших отложениях. А именно, силурийские и девонские слои палеозойской эры содержат только каменные слепки (так называемые «ядра») внутренности раковины. Только в карбоне *Rhizopoda* выступают сразу в большом числе форм, и притом агглютинирующих, песчаных; к таковым еще примешиваются диморфные виды, строящие свои раковины то

из песчинок, то из известкового цемента; настоящих известковых форм в это время было очень мало. То же преобладание песчаных форм продолжается в пермскую эпоху и в триасе, но здесь число известковых форм уже возрастает. Начиная с юрского периода, легкие и вместе с тем наиболее прочные чисто известковые раковины берут перевес; их уже вдвое больше, чем песчаных, а ко времени третичной эпохи число известковых форм в четыре раза превосходит количество песчаных.

Форма раковин *Rhizopoda* разнообразна до крайности. Однако *R h u m b l e r* (1911) очень убедительно доказывает, что и в выработке формы раковины красной нитью проходит закон наилучшего упрочнения раковины, разнообразие же форм зависит оттого, что в разных рядах *Rhizopoda* упрочнение достигается разными средствами..

Более примитивными и исходными формами *Rhizopoda* являются, бесспорно, однокамерные виды (*Monothalamia*), раковина которых носит простой, цельный характер. В основе *Monothalamia* можно поставить овалы мешочки типа *Saccamina*. Путем усиленного нарастания подобных раковин по краям устья из них могли получиться раковины в виде длинной трубки, замкнутой на одном конце (*Rhabdammina*, рис. 40, 1). Как побочные ветви этих форм, могут рассматриваться те виды *Rhabdammina* и *Hyperammina*, у которых трубка открыта на обоих концах или дает побочные ветки, тоже обладающие на конце устьем (*H. arborescens*).

Однако сильное вытягивание таких раковин в длину становится для них опасным в смысле излома, ибо всякому давлению извне даются в точке его приложения к раковине тем большие рычаги, чем длиннее раковина. Передвижение палочковидных раковин тоже представляет затруднения. В связи с этим мы встречаем у *Rhizopoda* тенденцию к укорачиванию трубок, при сохранении ими того же объема. Один способ к этому — постепенное расширение раковины при росте, результатом чего получаются воронкообразные постройки (*Jaculella*). В них есть, однако, тот недостаток, что устье становится слишком широким и доступным для внешних воздействий.

Другое, более простое средство укорачивания трубчатой раковины сводится к закручиванию ее в спираль. Обороты последней сначала еще очень неправильны (*Tolyrammina vagans*), но потом раковина принимает необычайно правильный спиральный характер (*Ammodiscus*, рис. 40, 3). Последним шагом совершенствования однокамерных форм является комбинация обоих только что указанных процессов — закручивание и расширение концевых оборотов спирали (*Cornuspira*).

Многокамерные формы (*Polythalamia*) происходят от однокамерных. Возникновение многокамерности, по *R h u m b l e r*, есть следствие изменения характера роста, а именно рост раковин из постоянного становится периодическим: периоды усиленного роста отделены друг от друга паузами покоя, и каждому периоду роста отвечает образование одной камеры. Развитие многокамерных форм находит себе начало в длинных трубчатых раковинах. Уже на многих

из таких раковин видны местами легкие пережимы, позволяющие заключить, что рост у них стал периодическим. Периодичность роста, повидимому, выгодна тем, что животное освобождается от необхо-

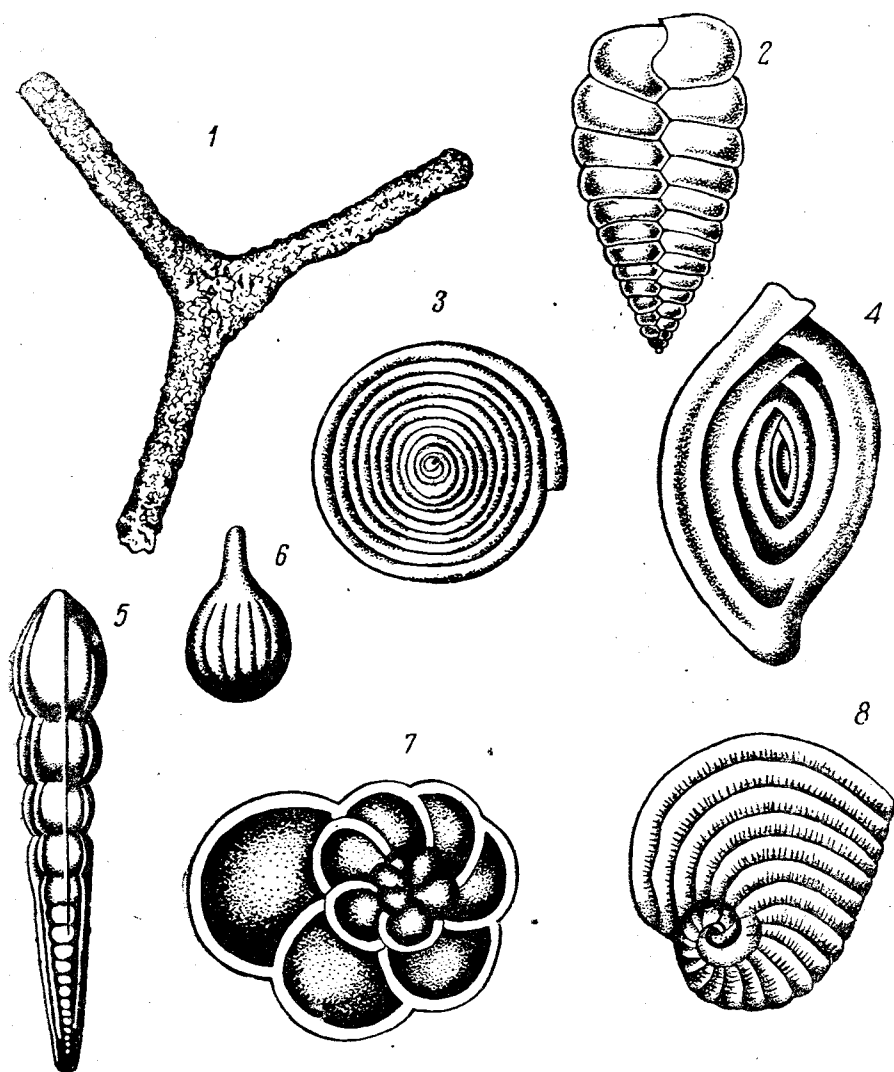


Рис. 40. Различные представители Foraminifera.

1 — *Rhabdammina abyssorum*; 2 — *Textularia sagittula*; 3 — *Ammodiscus incertus*; 4 — *Spirolocutina depressa*; 5 — *Nodomorphina compressiuscula*; 6 — *Lagena stricta*; 7 — *Globotruncana arca*; 8 — *Peneroplis planatus* (по Кешмену).

димости все время заниматься надстройкой своего домика. Для того чтобы сделать новообразуемые участки раковины (камеры) наиболее поместительными, самым целесообразным оказывается приращивание

им шаровидной формы, ибо шар при наименьшей поверхности обладает наибольшим объемом. Таковы каменноугольные *Nodosinella*, (рис. 40, 5), *Rheorpha* и др. Однако у таких форм, как и у простых трубковидных, остается опасность излома, особенно сильная в местах пережима, и особенно у таких, где устье было вытянуто в шейку. В связи с этим новые камеры в дальнейшем перестают прикладываться к самому концу предшествующих, но начинают своей основной частью обхватывать концевую часть предыдущей камеры — сдвигание камер вместе. Другим способом упрочнения раковины служит опять-таки ее закручивание. При этом формы раковины в связи с различными способами закручивания и прилегания новых камер к старым могли изменяться в разных направлениях. Наиболее распространен у *Rolythalamia* спиральный тип (рис. 40, 7), встречающийся во всех семействах, а у высших песчаных и у известковых раковин даже преобладающий. В наиболее простом случае обороты спирали расположены в одной плоскости: спираль имеет характер *планоспирали*. Гораздо чаще, однако, обороты спирали располагаются в разных плоскостях, как в раковине улитки, и спираль становится конической *турбоспиралью*. Последний тип более прочен на излом.

Новые камеры либо только прилегают своим основанием к предыдущим, либо обхватывают их со всех сторон, оставляя на виду лишь немного центральных камер или закрывая собой почти все остальные камеры; второй способ закручивания встречается в тех случаях, когда каждая новая камера во много раз больше предыдущих.

Тип *циклический* (*Orbitolitidae*) узнается по кольцевидной форме поздних камер и по подразделению их на многочисленные мелкие вторичные камеры. Это обстоятельство является результатом замещения единственного щелевидного устья, идущего по всей периферии последней камеры, многочисленными мелкими устьицами. Сначала камеры располагаются по плоской спирали, но затем центральная спиральная часть раковины окаймляется новыми камерами по всему краю, как концентрическими кольцами. Тип *ацереальный* характеризуется тем, что новые камеры возникают беспорядочно в разных местах и часто по несколько разом: это становится возможным благодаря увеличению некоторых из стенок пор, через которые и может вытекать наружу протоплазма, выделяющая камеры. Начальная часть раковины может быть при этом построена по спиральному типу (*Globigerina*, рис. 41, *Planor-*

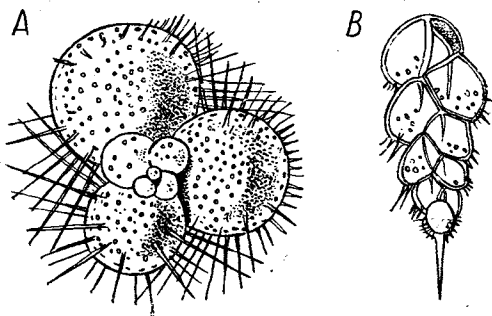


Рис. 41. А — *Globigerina*; В — *Bolivina hirsuta* (А — из Ланга, В — по Румблеру).

bulina и др.). Наконец имеется еще *текстулароидный* тип роста, при котором все камеры располагаются в два (или три) ряда в виде заплетенной косы (*Textularia*, *Bolivina*, рис. 40 и 41).

Интересно, что большинство *Polythalamia* обладает диморфизмом или даже триморфизмом раковин, зависящим от имеющегося в их жизненном цикле чередования поколений. А именно бесполое поколение отличается от полового значительно более крупными размерами первой, или так называемой эмбриональной камеры в раковине.

Подклассы лучевиков (*Radiolaria*) и солнечников (*Heliozoa*)

Эти подклассы обладают скелетом двоякого рода. Главную роль в их теле играет внутренний скелет из отдельных минеральных иголок.

Он наиболее богато и ярко выражен у *Radiolaria*, хотя в более простом виде встречается и у многих *Heliozoa*. Еще *Н а е с к е л*, посвятивший лучевикам громадную монографию, отмечает, при монотонности их внутреннего строения, исключительное разнообразие форм скелета *Radiolaria*. Все возможные архитектурные формы, которые только различаются *Н а е с к е л* в системе проморфологии, являются выраженными в подклассе радиолярий. В их скелете воплощены даже некоторые такие геометрические формы, которые нигде больше не встречаются у других организмов. Так, в сем. *Circosporidae* мы находим и правильные икосаэдры и додекаэдры и октаэдры, т. е. формы, из которых две последние принимаются только в растительном царстве некоторыми зернами пыльцы и антеридиями *Chara*, а икосаэдры вообще нигде больше не представлены. Нет сомнения, что *Radiolaria* обладают высшей потенцией к морфологическому усложнению, которой только может располагать единичная клетка в образовании скелета. Разбираясь в этом море форм, мы можем указать лишь главнейшие типы скелетов, опуская массу более мелких их модификаций.

Для лучшего ориентирования предварительно заметим, что подкласс *Radiolaria* складывается из четырех отрядов: 1) *Spumellaria*, 2) *Nassellaria*, 3) *Phaeodaria* (у всех них скелет, если имеется, то кремнеземный) и 4) *Acantharia*, или *Acanthometrea* (скелет из сернокислого стронция). Все это — планктонные морские животные, встречающиеся на разных глубинах, но особенно многочисленные на глубине 100—400 метров.

Скелет радиолярий повсюду закладывается в виде отдельных кремнеземных телец — иголок; если иногда и доходит дело до образования сплошного скелета, то это явление вторичное.

Скелет отсутствует лишь у очень немногих видов (*Thalassicola* и др.). Исходной формой скелета *Spumellaria* можно считать микроскопические, либо простые, либо трех- или четырехлучевые иголки кремнезема, рассеянные в наружном слое эктоплазмы и расположенные тангентально. Если иглы четырехлучевые, то три луча лежат тангентально, а четвертый — торчит кнаружи. Концами своими эти палочки могут спаиваться и образовывать решетчатый шар. У многих

Spumellaria скелет состоит не из одного, а из нескольких concentрических решетчатых шаров, соединяющихся друг с другом радиальными иглами. История развития скелетов *Radiolaria* почти совсем неизвестна, но можно думать, что подобные скелеты усложняются при постепенном росте животного, причем по мере выхода тела за пределы первого шара образуется на его периферии второй шар, потом при дальнейшем росте третий и т. д. Торчавшие из первого шара радиальные иглы, продолжая выдаваться наружу, служат вместе с тем и соединительными балками между вложенными друг

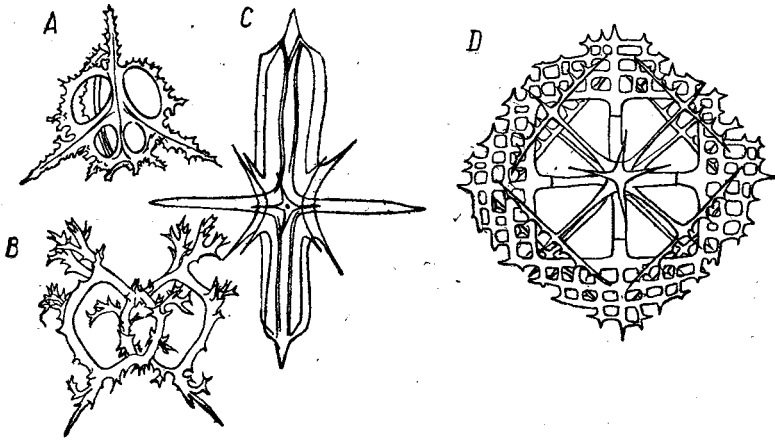


Рис. 42. Скелеты лучевиков. *A* — *Cortiniscus typicus*; *B* — *Zygostephanus bicornis*; *C* — *Amphilonche mira* — две экваториальные иглы сильно вытянуты; *D* — *Lithoptera quadrata* — четыре экваториальные иглы достигают особенно мощного развития (из Догеля).

в друга шарами. На некоторых видах легко проследить, что решетчатые вторичные шары закладываются в виде расходящихся во все стороны от радиальных игол тангентальных отростков. Эти отростки соседних игол либо прямо сходятся концами, что дает правильный шар со сравнительно немногочисленными крупными ячейками, либо предварительно многократно дихотомически ветвятся, отчего шар принимает мелкоячеистое строение. Шаровидный скелет может сплющиваться в диск или становиться овальным, эллиптическим. Есть некоторые глубоководные крупные *Spumellaria*, у которых весь скелет состоит из одной громадной скелетной иглы, представляющей собой как бы две четырехлучевые иглы, сросшиеся одним из своих лучей.

У *Nassellaria* (рис. 42, *A*, *B*) *Jørgensen* производит их разнообразных скелеты тоже от одной четырехлучевой спиккулы, три луча которой образуют треножник, поддерживающий центральную капсулу, а четвертый — направлен кверху в виде апикальной иглы. Отдельные лучи этой иглы могут давать ветки, которые сливаются друг с другом в кольца. Из этих колец наиболее распростра-

ненным и коренным B ü t s c h l i считает так называемое сагиттальное, происходящее от соединения ветки апикального луча и ветки, отходящей от общего основания двух латеральных игол. К нему у многих видов присоединяется базальное кольцо, лежащее в плоскости, перпендикулярной к первому и к главной оси, а затем и третье, перпендикулярное к сагиттальному, но лежащее по главной

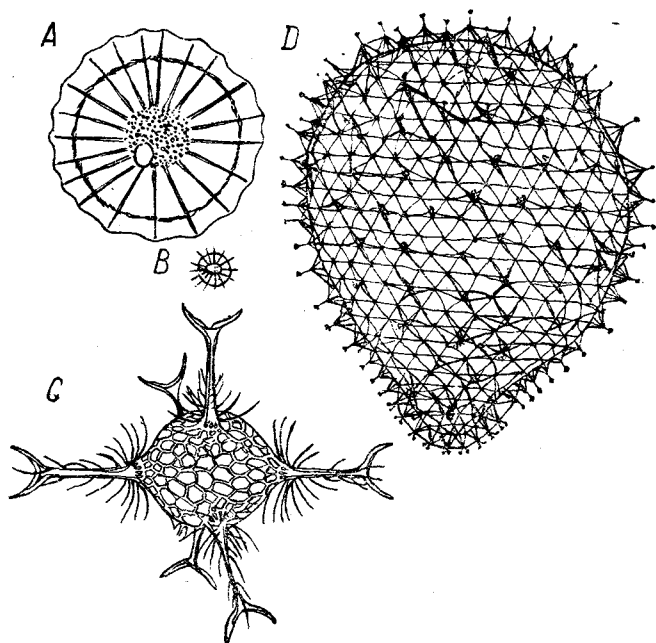


Рис. 43. Скелеты Radiolaria Phaeodaria. A — *Aulacantha scolymantha* var. *bathybia*, глубоководная форма; B — *Aulacantha scolymantha typica*, мелководная форма при том же увеличении; C — *Circoporus sexfurcus*; D — *Sagenoscena irmingeriana* (по Геккеру).

оси (рис. 42, B). Ноги треножника могут отступать на задний план. От этих кольчатых форм дальнейшим ветвлением базального и латерального колец и слиянием концов их ветвей получается скелет в виде решетчатых шапочек (рис. 42, A), племей, шаров и т. п.

Особенно разнообразен и трудно подводим под какую-нибудь общую схему скелет Phaeodaria. Иногда его образуют простые или вставленные один в другой решетчатые шары (рис. 43, C); в других случаях центральная капсула окружена двумя кремнеземными створками, от которых отходит система часто необычайно сложно ветвящихся радиальных отростков, или скелет складывается 1) из свободно лежащих в теле своими внутренними концами или даже пронизывающих тело радиальных полых игол и 2) из мантии тонких полых

тангентальных иглочек, расположенных в несколько слоев (*Aulacantha*, рис. 43, А).

У наиболее примитивных и исходных форм четвертого отряда, Acantharia, скелет, так же как у последней группы феодарий, состоит из варьирующего числа (30—200) радиальных игол, сходящихся, однако, в центре тела (*Actinelius*, *Podactinelius*). У большинства Acantharia число и расположение игол оказывается строго фиксированными и подчиненными особым законам (рис. 44, А). Наибольшее число представителей повинуетя *мюллеровскому* закону. Этот закон заключается в том, что скелет образо-

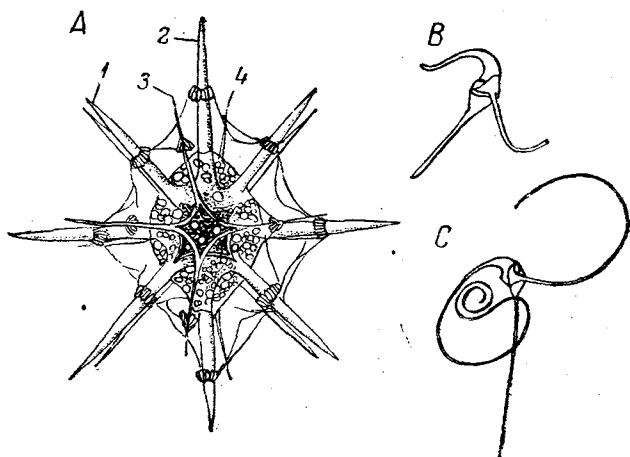


Рис. 44. А — *Zygaanthidium complanatum*.

1 — тропические иглы; 2 — экваториальные; 3 — полярные иглы; внутри видна центральная капсула.

В — *Ceratium reticulatum*, var. *spiralis* из восточной части Атлантического океана. С — *C. reticulatum* var. *spiralis* из Индийского океана (по Керстену).

ван двадцатью радиальными иглами, сходящимися в центре животного. Иглы располагаются пятью венчиками по четыре иглы в каждом и своими свободными концами торчат из шаровидного тела наружу. Места выходения игол наружу образуют на поверхности животного пять поясов (отвечают пяти венчикам). Один пояс из четырех экваториальных игол; по обеим сторонам от него, под углом в 30° и чередуясь с экваториальными, лежат два пояса тропических игол (по четыре в каждом); наконец под углом в 45° к экваториальным и строго под и над ними залегают два пояса полярных игол (по четыре в каждом). Кроме того имеются установленные в 1904 г. Поповским: 1) закон *Геккеля* — тридцать две иглы (двадцать мюллеровских и еще по четыре добавочных в экваториальном поясе и в двух тропических); 2) закон *Брандта* — двадцать игол (две на самых полюсах и по шесть на экваторе и в двух тропических поясах); 3) закон *трех поясов* — как предыду-

щий, но без двух полярных игол. В эти геометрически правильные скелеты вносится разнообразие, во-первых, тем, что не все иглы одинаково сильно развиваются. Очень часто (рис. 42) все четыре (*Lithoptera*), а иногда только две (*Amphilonche*) из экваториальных игол получают над прочими сильный перевес; получаются пластинчатые или веретенообразные формы (рис. 42). Эти иглы могут иметь острые грани, канты, могут давать тангентальные отростки, стелющиеся в полые решетчатые шары, на шарах вторичные радиальные отростки и т. д. Скелетные иглы *Acantharia*, сходясь в центре тела животного, вступают там между собой в более или менее тесную связь и, таким способом, образуют один цельный скелет. В самом простом случае внутренние концы игол имеют вид коротких конусов, вставленных между конусами соседних игол. У других видов эти концы превращаются в многогранные пирамиды; таким способом устанавливается более тесное соприкосновение между соседними иглами, чем в первом случае. Однако у всех перечисленных представителей *Acantharia* легкое надавливание на скелет заставляет иглы разойтись. Наконец, у третьего ряда *Acantharia* все соприкасающиеся друг с другом внутренние концы игол спаиваются неподвижно минеральным цементом того же состава, как и сами иглы. Таким путем скелет приобретает наибольшую прочность.

Радиолярии, кроме наружного, обладают и внутренним сплошным скелетом. Мы знаем, что центральный участок их тела, состоящий из всей эндоплазмы и (внутрикапсулярной) части эктоплазмы и содержащий ядро, обособлен от внешней части эктоплазмы при посредстве особой мембраны, образующей так называемую центральную капсулу. Стенки этой капсулы, т. е. сама мембрана, и есть их внутренний скелет. По своему строению центральная капсула до известной степени походит на раковины многих *Rhizopoda*: она состоит из псевдохитина и сообщается с экстракапсулярной плазмой при помощи мелких пор, а иногда и одного более крупного отверстия, вроде устья *Rhizopoda*. Да и значение ее тоже защитное. Только мембрана эта защищает не все тело целиком, а лишь его наиболее жизненные части. Это показали еще старинные опыты *Schneider* (1869) над *Thalassicola*, в которых животное, лишенное всей экстракапсулярной плазмы, легко регенерирует ее в несколько дней; напротив, особь с выделенной из нее центральной капсулой быстро гибнет. В этом отношении и по ее положению внутри тела для центральной капсулы следует искать аналогий в соединительнотканых и хрящевых капсулах высших *Metazoa*, которыми защищается жизненный центр — нервная система; такова головная хрящевая капсула *Cephalopoda*, череп *Vertebrata*.

Форма центральной капсулы обыкновенно шаровидна и изменяется лишь в редких случаях, подчиняясь тогда либо общим контурам тела, либо находясь в зависимости от наружного скелета. Она может становиться эллиптической, цилиндрической (*Amphilonche*) или давать выросты в радиальном направлении. Например, у *Lithoptera* соответственно четырем наиболее развитым иглам мине-

рального скелета образуются четыре выроста центральной капсулы, у *Cytocladus* капсула дает известное число дихотомических ветвлений, соответствующее числу ветвей единственной их громадной скелетной иглы.

Для разных групп *Radiolaria* наиболее характерным в строении центральной капсулы является расположение и число отверстий, пронизывающих ее. Повидимому самые примитивные отношения встречаются нам у *Spumellaria*, где вся капсула пронизана равномерно рассеянными на ее поверхности мелкими порами. У *Acantharia* в большинстве случаев такое расположение сохраняется, но поры собраны в группы (вокруг основания игол и т. п.). У других радиоларий происходит, повидимому, сближение и соединение этих мелких пор в более крупные отверстия. Так, у *Phaeodaria* имеется на одном полюсе капсулы главное отверстие (*astropyle*) и по бокам два побочных (*parapyle*), а у *Nassellaria* мы находим всего одно крупное отверстие на одном из полюсов монаксонной капсулы (*osculum*). Отверстия эти обладают иногда очень сложными приспособлениями для выпуска псевдоподий (ситовидная крышечка у *Nassellaria*, хоботок у *Phaeodaria*), на деталях которых мы, однако, останавливаться не будем.

Класс жгутиконосцев (*Mastigophora*)

Скелет жгутиконосцев отличается большим разнообразием. Прежде всего многие *Mastigophora* имеют наружный однокусовый скелет типа раковины.

Раковинки *Mastigophora* большей частью имеют простую мешковидную форму с устьем на одном конце. Устье обычно широкое (*Dinobryon*, *Choanoflagellata* и др.), но у *Trachelomonadidae* оно настолько сужено, что служит лишь для выхода жгутика. Тело животного большей частью свободно помещается в раковине, отделяясь от стенки ясным просветом. Гораздо реже раковина несколько вытягивается, приближаясь к трубчатому типу, но до образования настоящих трубчатых скелетов у *Mastigophora* дело не доходит. В связи с сидячим образом жизни у многих пресноводных жгутиконосцев основание раковинки таких форм иногда вытягивается в более или менее длинный стебелек, который прикрепляется к субстрату (*Dinobryon*, *Chrysopyxis*, *Choanoflagellata*, рис. 45).

Химический состав раковин *Mastigophora* почти так же варьирует, как у *Sarcodina*. У пресноводных *Mastigophora* распространены нежные псевдохитиновые раковинки.

Уже с давних пор (*Ehrenberg*, 1836) известно, что в построении многих известковых и меловых пород, а также и в современных морских донных отложениях важную роль играют мелкие известковые пластинки разнообразной формы — кокколиты. Сначала они принимались за неорганические образования, пока *Wallich* (1864) не показал, что они являются частями скелета микроскопических планктонных организмов, которые по позднейшим исследованиям *H. Lohman* (1902) оказались жгутиконосцами сем.

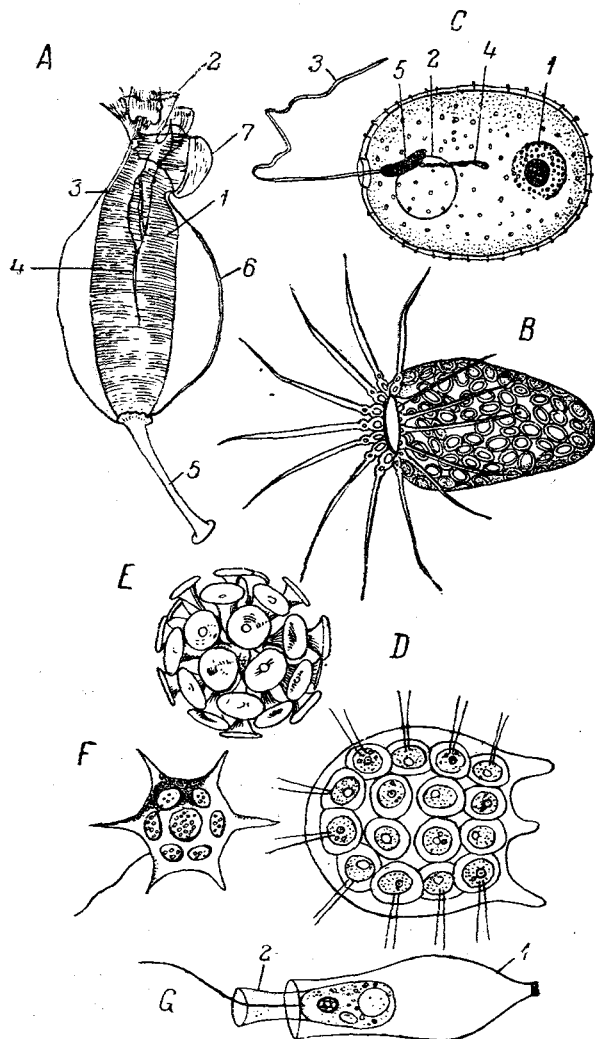


Рис. 45. А — инфузория *Cothurnia* в раковине (6) со стебельком (5);

1 — тело; 2 — адоральные реснички; 3 — пелликула; 4 — глотка; 7 — крышечка.

В — *Michaelersarsia splendens*, раковинка из кокколитов, вокруг устья раковинки венчик из трехчленных кокколитов; С — *Trachelomonas*, налево видно отверстие раковины, из которого выходит жгутик (3);

1 — ядро; 2 — вакуоль; 4 — ризопласт; 5 — стигма.

Д — *Platydorina*, колонии особи окружены общей студенистой оболочкой; Е — *Syracosphaera apsteinii*, раковина из бокалообразных кокколитов; F — *Diastephanus speculum*, налево торчит жгутик; G — *Salpingoeca vaginicola* внутри домика.

1 — домик; 2 — воротничок (из Догеля).

Coccolithophoridae. Они обладают овальным телом с ядром, двумя хроматофорами и жгутиком. Тело окружено тонкой оболочкой, при помощи которой кокколиты соединяются в общую раковину. Оболочка либо вся усеяна кокколитами, либо последние образуют на ней только экваториальный пояс (*Deutschlandia anthos*). Кокколиты могут играть роль гидростатических аппаратов, увеличивая поверхность трения раковины о воду. Для этой цели кокколиты могут принимать сильно выпуклую, бокалообразную форму (*Syracosphaera*, рис. 45, Е), а у *Michaelersarsia* (рис. 45, В) вокруг отверстия раковины образуется венчик известковых иголок, каждая из которых состоит из нескольких расположенных в ряд кокколитов.

Наконец имеются планктонные морские Mastigophora, обладающие кремнеземным скелетом, это Silicoflagellata (рис. 45, F). Это чрезвычайно мелкие и притом очень нежные формы, так что вплоть до десятых

годов XX века были известны только скелеты их, да и то лишь в виде посторонних включений в теле некоторых крупных радиолярий. Только *Borgert* открыл их настоящую природу. Скелет *Silicoflagellata* состоит чаще всего из полых кремнеземных палочек, которые либо просто располагаются кольцом вокруг тела,

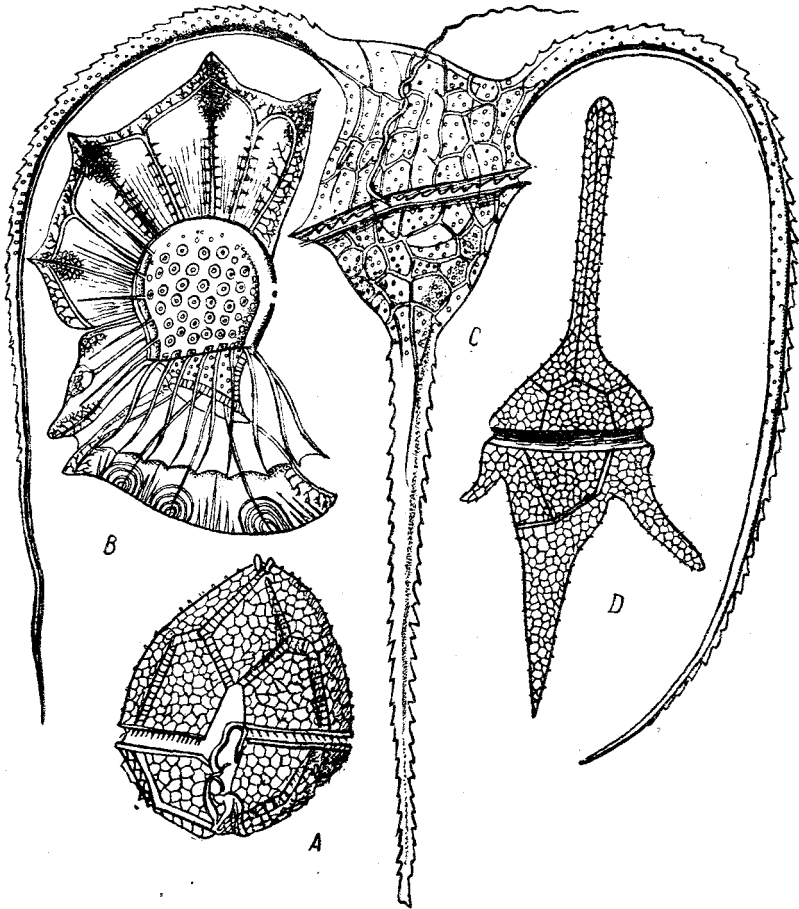


Рис. 46. Скелеты Dinoflagellata. А — *Peridinium*; В — *Ornithocercus*; С — *Ceratium tripos*; D — *Ceratium hirundinella* (из Догеля).

либо соединяются в решетчатый остов, имеющий форму усеченной пирамиды и снабженный шипами.

Немногие из зеленых пресноводных *Mastigophora* (*Mallomonas*) тоже имеют покров из щетинкообразных кремнеземных игл.

Наружный сплошной скелет также довольно сильно распространен среди жгутиконосцев. Он бывает двух сортов: клетчатковый и студенистый. Клетчатковым скелетом обладает

отряд планктонных, преимущественно морских Dinoflagellata (рис. 46).

Низшие Dinoflagellata, а именно Gymnodiniaceae являются голыми, у прочих же развивается сплошной, но состоящий из двух половин, или створок, клетчатковый панцирь. У Prorocentraceae обе половины панциря — цельные, у остальных панцирных Dinoflagellata как передняя, так и задняя половины дифференцированы на известное число совершенно определенным образом расположенных пластинок. Обе половины панциря разделены кольцевой экваториальной бороздой — поясом (cingulum). Пластинки панциря располагаются в виде неправильных венчиков, среди которых K o f o i d (1909) различает передний или *апикальный*, *прецингулярный*, *постцингулярный* и задний или *антапикальный* венчики. Кроме того имеется еще *цингулярная* пластинка, защищающая экваториальную борозду и несколько дополнительных пластинок.

У Dinoflagellata панцирь вытягивается в рога, листовидные выросты и другие придатки, увеличивающие его поверхность, — приспособления к планктонному образу жизни. Интересно, что эти выросты сильнее всего развиты у тепловодных форм, ибо теплая вода имеет меньший удельный вес и поэтому труднее поддерживает взвешенный в ней планктон, чем более холодная. Ch u n и K a r s t e n (1909) говорят, что при переходе из сравнительно холодного и соленого южного экваториального течения в теплые воды Гвинейского течения короткорогие формы трехрогого рода *Ceratium* сразу исчезают и заменяются длиннорогими (Ch u n). То же отмечает K a r s t e n при сравнении индийских *Ceratium* (удельный вес воды 1,021), живущих при немного более высокой температуре, с теми же видами из восточной части Атлантического океана (удельный вес воды 1,023), живущих при более низкой температуре (рис. 44, B).

Особенно интересно, что некоторые Dinoflagellata обладают способностью изменять форму своего скелета соответственно изменениям окружающей среды. Так, в пресноводных бассейнах особи одного и того же вида, взятые в разное время года, обладают (например *Ceratium hirundinella*) разной длиной рогов панциря: в летнее время большей, чем в зимнее, когда внутреннее трение воды наиболее высоко. У морских же *Ceratium* даже один и тот же экземпляр, попадая в более теплые течения, быстро вырастивает свои рога, тем самым увеличивая сопротивляемость опусканию и способность флоттирования, попадая же в холодные воды, автотомит рога, укорачивая их и тем самым предупреждая возможность выпирания животного, вследствие чересчур большой легкости, на самую поверхность моря.

Студенистый скелет имеется, главным образом, у колониальных жгутиконосцев из сем. Volvocidae, *syncrypta* и некоторых других. У Volvocidae (*Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox* и др.) студенистые, довольно плотные оболочки отдельных особей колонии спаиваются вместе, так что вся колония превращается в студенистый

шар с вкрапленными в него многочисленными особями. Оболочка каждой особи сплошная и имеет только узкий канал, через который выходят наружу жгутики животного. У некоторых колониальных воротничковых жгутиконосцев особи колонии заключены в общую неправильную массу студня.

Помимо наружного скелета у многих *Mastigophora* имеется внутренний скелет, обыкновенно из особых опорных волокон, или *морфоне*. Этот скелет может служить или для поддержки отдельных органелл животного или же в виде общего формативного остова для всего тела простейшего. Так, у довольно многих *Mastigophora* имеется на самой поверхности тела, в пелликуле, система тонких волоконцев, по-видимому эластических, которые проходят вдоль всего тела. Чаще всего они идут от переднего конца к заднему, спирально огибая тело (*Euglena*), в других же случаях пробегают по обеим сторонам сплющенного тела (*Trypanosoma*). Когда на теле жгутиконосца имеется присосковидное вдавление, служащее для временного приставания к субстрату (например у паразитической *Giardia* к верхушкам кишечных эпителиальных клеток хозяина), вокруг вдавления идет внутри тела мощная опорная фибрилла. Опорными фибриллами обладают очень часто жгутики. Основание жгутика продолжается внутрь тела в виде так называемой корневой нити, или *ризопласта*, причем способ окончания ризопласта в теле животного бывает весьма различен. Большей частью ризопласт прикрепляется к особому базальному зерну, сильно красящемуся железным гематоксилином.

Наконец особым типом опорного аппарата является *аксостиль* *Polymastigina* и *Hypermastigina* (рис. 47). Аксостиль состоит из одного волокна (*Lophomonas*) или из целого пучка волокон, образующих своей совокупностью центральную ось, которая проходит через все тело животного. Эта ось мешает жидкой плазме жгутиконосцев принять шаровидную форму, к которой она стремится, как всякая капля жидкости, взвешенной в другом жидком веществе. Эластичность аксостили хорошо видна у некоторых трихомонад (*Muxomonas* по Догелю, 1916), где аксостиль, более или менее изогнутый

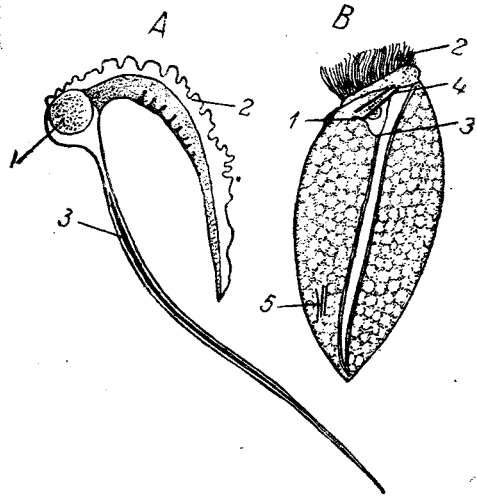


Рис. 47. А — *Muxomonas polymorpha*, выделенный из тела жгутиконосца опорно-двигательный аппарат.

1 — ядро; 2 — ундулирующая мембрана; 3 — аксостиль.

В — *Joenia intermedia*.

1 — ядро; 2 — жгутики; 3 — аксостиль; 4 — блефаропласт; 5 — пища (по Догелю).

внутри животного, выпрямляется, как стрела, если его выделить из тела протиста. По виду, а отчасти и по окраске, аксостили очень похожи на опорные фибриллы жгутиков, по положению же отличаются от них в следующем. Ризопласты всегда занимают место между основанием жгута и базальным зерном, аксостиль же располагается всегда за этим местом прикрепления ризопласта.

Иногда аксостиль может принимать форму трубочки (вероятно склеенной из волокон), по оси которой имеется просвет (*Trichomonas*, *Joenia*). Задний конец аксостили может или расщепляться на отдельные волокна, или заканчиваться внутри тела грушевидными утолщениями (*Joenia* по Grassi), или же, наконец, свободно кончаться внутри тела в виде круто обрезанной нити. Особенно сложным строением отличается аксостиль у многих *Hypermastigina*.

Класс инфузорий (Infusoria)

Тело большинства инфузорий одето, как и у жгутиконосцев, уплотненным слоем эктоплазмы, *пелликулой*. По наблюдениям, главным образом, Bresslau (1924) многие инфузории обладают, кроме того, способностью выделять временные оболочки из *тектина*. Тектин в первые моменты своего образования имеет вид множества овальных прозрачных телец или округленных на концах палочек, которые затем разбухают, сливаются друг с другом и образуют вокруг инфузории тонкую, нежную оболочку студенистого характера. Животное может легко покидать тектиновую оболочку и снова выделять ее. Вероятно за счет тектина формируется и постоянная студенистая оболочка *Trachelophyllum*, *Nassula* и др. У *Nassula* она совершенно прозрачна, стекловидна и тонка, одевает все тело и пронизана основаниями ресниц. У других инфузорий вместо остуднения поверхности происходит выделение вокруг всего тела сплошной кутикулярной оболочки. Оболочка может образовывать (у *Coleps*) состоящий из нескольких кругов пластинок органический панцирь. У других инфузорий (*Entodiniomorpha*) уплотнение кутикулы приводит к тому, что животное совершенно не может менять очертаний своего тела.

Наконец довольно многие, особенно сидячие, инфузории обладают окружающей тело хитиноидной раковинкой, которая имеет вид чаши, бокала, конической трубки или, реже, бутылки с горлышком. Таковы около восьмисот видов планктонных *Tintinnoidea*, *Folliculina* среди *Heterotricha*, *Cothurnia* (рис. 45, А) из *Peritricha*, *Solenophrya*, *Tokophrya* и *Acineta* среди *Suctoria*. У сидячих форм, например у *Cothurnia* и некоторых *Suctoria*, раковина снабжена прикрепительным стебельком. Имеются интересные сведения относительно способа выделения раковины у некоторых инфузорий. У *Cothurnia* И в а н о в с к и й наблюдал, что свободная стадия (бродяжка) после оседания сначала выделяет стебелек и лишь основную часть мешковидной раковины. Выделение остальной части происходит так, что животное попеременно то сжимается, увеличи-

ваясь в толщину, и прикладывается в это время краем перистома к краю уже сформировавшейся части раковины, то вытягивается и утончается, отставая от раковины. В момент прикладывания к раковине край перистома и выделяет новые слои оболочки.

У плавающих Tintinnoidea образование длинной трубчатой раковины происходит, по Швейеру, во время почкования. Еще не отделившаяся, сначала голая почка выделяет прежде всего позади перистома вязкую, слизистую массу, застывающую в кольцо. При поступательно-вращательном движении животного новые количества выделения стекают по телу назад и постепенно облекают его. Таким образом здесь формирование раковинки начинается (противоположно тому, что имелось у *Cothurnia*) с переднего ее конца.

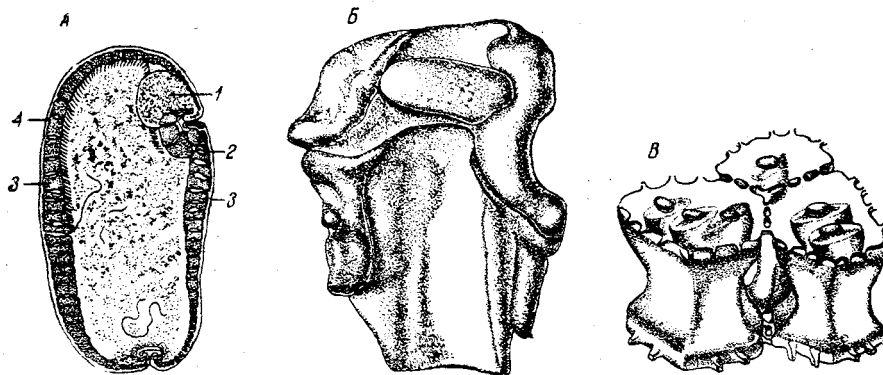


Рис. 48. А — поперечный разрез через инфузорию *Cycloposthium*.

1 — макронуклеус; 2 — скелетный жолоб; 3 — две пластинки скелета; 4 — кутикула. Б — реконструкция скелета и ядра *Tripalmaria dogieli*; видны большая и малая скелетная пластинки; к внутренней стороне большой пластинки прилегает длинный изогнутый макронуклеус, а в вырезе его — микронуклеус; В — схематическая реконструкция нескольких скелетных призм, из которых складываются скелетные пластинки (по Стрелкову).

Помимо описанного нами наружного скелета у инфузорий большей частью имеется и залегающий под пелликулой внутренний скелет, пластинчатого или волокнистого характера. Пластинчатый скелет имеется только у части Entodiniomorpha, паразитирующих в желудке и кишечнике копытных животных. В теле Entodiniomorpha под пелликулой имеются тонкие пластинки разной формы, в числе одной, двух или нескольких. Помимо укрепления поверхности тела (*Cycloposthium*) они могут подпирать (*Opisthotrichum*, *Epidinium* и др.) стенки громадной глотки этих инфузорий. Эти пластинки большей частью состоят из одного слоя призм, вытянутых перпендикулярно к поверхности тела и придающих пластинкам ячеистое строение (рис. 48). Стенки призм состоят из одного вещества, тогда как содержимое их из другого, близкого по своим химическим реакциям к клетчатке (Догель). По Стрелкову, вещество это относится к категории гемицеллюлез, или полуклетчаток.

Гораздо шире распространен среди инфузорий *волокнистый скелет*, состоящий из особых опорных нитей, или *морфонема*. Такой скелет в большей или меньшей мере присутствует у всех инфузорий (рис. 49). К этой категории относятся прежде всего корневые нити ресниц, отходящие от базального тельца каждой реснички. В большинстве случаев корневые нити теряются бесследно в плазме, хотя

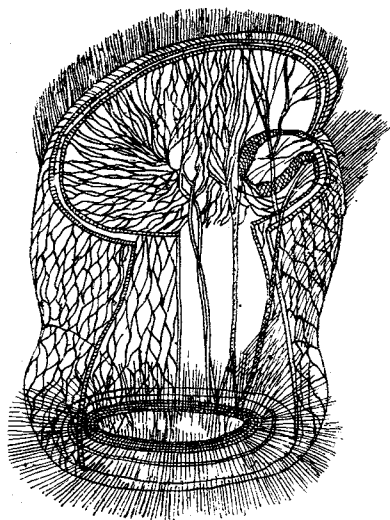


Рис. 49. Система опорных волокон в теле *Trichodina pediculus*; внизу виден прикрепительный диск (по Пешковской).

быть может такой способ окончания зависит от недостаточно тонкой микроскопической техники. Действительно, в ряде объектов (*Licnophora*, *Diplodinium*, *Euplotes*, *Trichodina*, *Paramaecium* и др.) корневые нити ресниц соединяются с сложными волокнистыми опорными аппаратами других частей тела (например прикрепительного диска у *Licnophora*) в сложные общие системы, дающие скелетный остов всего тела. Пучки волокон имеют вполне определенное положение и несомненную опорную функцию. Одни из них служат для поддержки стенок тела, другие окаймляют перистом (у *Spirostomum*), третьи находятся внутри стебелька сидячих форм (некоторые *Peritricha*) и т. д. Морфонема могут быть одновременно с пластинчатым скелетом, например, у *Entodiniomorpha*, где волокнистый остов описан в хвостовых шипах *Epidinium* и др. Внутри сосательных трубочек *Suctorior* тоже обнаружена (Роскин, 1922) продольная скелетная нить. Наконец у довольно многих *Holotricha* имеется специальный глоточный скелет, служащий для нападения на добычу.

Это так называемый палочковый аппарат, состоящий из разного числа (13 у *Coleps*, 45—55 у *Prorodon teres*) твердых палочек, прилегающих к стенке глотки; палочки образуют вокруг глотки венчик, который может высовываться изо рта и вонзаться в тело добычи.

СКЕЛЕТ METAZOA

Скелет Metazoa обнаруживает у различных групп животных громадное разнообразие. Сделаем, прежде всего, систематический обзор скелета у отдельных классов.

СКЕЛЕТ ГУБОК (*Spongia*)

Громадное большинство губок обладает внутренним скелетом. Только *Oscarellidae* и *Halisarcidae* вовсе лишены скелета, а у некоторых из видов, по данным Haesckel, собственный скелет заме-

няется псевдоскелетом, состоящим из посторонних частиц (семейство Spongiellidae).

Скелет губок чаще всего минеральный (из углекислой извести или кремнезема), реже органический (из спонгина) или представляет комбинацию обоих. К собственному скелету могут примешиваться в большей или меньшей мере посторонние частицы, захватываемые губкой.

Минеральный скелет губок имеет форму отдельных микроскопических телец, или с п и к у л, рассеянных в мезоглее. Если таковые и сливаются, то вторично. Каждая спикула состоит из известного

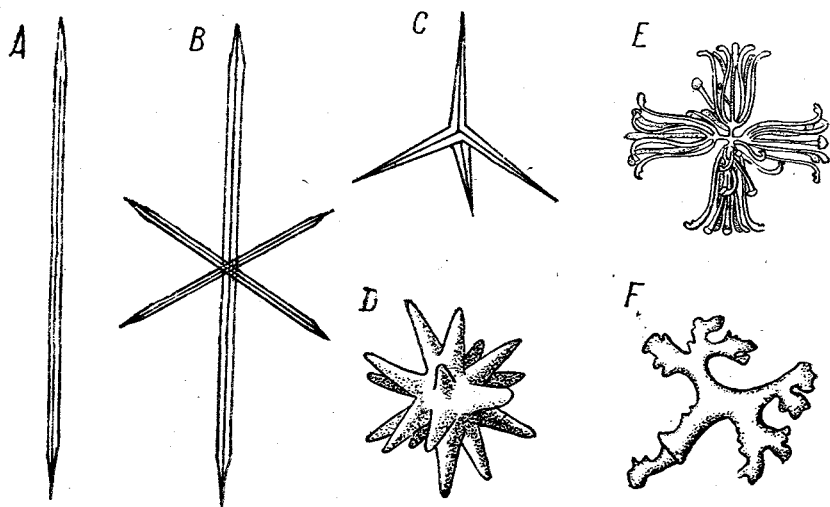


Рис. 50. Различные спикулы губок. А — одноосная игла; В — трехосная игла; С — четырехосная игла; D — многоосная игла; E — флориком губки *Dictyaulus elegans*; F — десма одного из представителей *Lithistida* (из Д о г е л я).

числа лучей, представляющих собой направления роста; лучи расходятся от центра вдоль определенных идеальных (воображаемых) осей. Некоторые из лучей могут частично или полностью редуцироваться, чем типичная картина игол нарушается. У губок различают четыре главных типа игол (рис. 50).

1. М о н а к с о н н ы й, или одноосный, тип, в виде простой палочковидной иглы. Типичная простая игла этой категории усложняется разнообразным изгибанием или утолщением концов спикулы.

2. Т р и а к с о н н ы й, или трехосный, тип, характерный для Hexactinellidae. Три взаимно перпендикулярные оси, располагающиеся подобно осям в кристаллах правильной системы.

3. Т е т р а к с о н н ы й, или четырехосный, тип. Три оси лежат в одной плоскости под углом в 120° друг к другу, четвертая им перпендикулярна, как в кристаллах гексагональной системы.

4. **Полиаксонный**, или **многоосный**, тип мы имеем в случае наличия множества одинаковых осей, исходящих из общего центра подобно радиусам шара.

Особый ряд скелетных элементов образуют вторичные спикулы, или **десмы** *Lithistida* (из *Demospongia*). Каждая десма образуется путем вторичного отложения кремнезема на настоящей тетраконной или иной спикуле, развитие которой останавливается. Слои кремнезема сначала отлагаются концентрически с основной иглой, а затем вырастают в неправильные ветки и бугры (рис. 50).

Очень часто можно различить в теле губки, по их расположению, два типа игол — крупные мегалосклериты, которые, слагаясь в системы, образуют главный остов тела, и мелкие микросклериты, свободно рассеянные в мезоглее.

Физическое строение игол таково, что кремнеземные иглы всегда, а по исследованиям *Minchin* (1908) — иногда и известковые, состоят из органической тонкой оси и концентрически налегающих на нее и правильно чередующихся слоев органического и минерального вещества. Именно от присутствия осевого органического стержня иглы при вываривании их в серной кислоте или едком кали обнаруживают так называемый осевой канал, образующийся после растворения органического вещества стержня. Кремнеземные иглы состоят из аморфного кремнезема, тогда как известковые — из известкового шпата. Особый характер носят иглы австралийского рода *Collosclerophora* (*Dendy*, 1916). Они имеют вид колбасок, состоящих из *коллоидального* кремнезема, съеживаются в спирту и разбухают в воде. Каждая игла лежит в особом пузырьке, на стенке которого расположена клетка, выделившая иглу.

Очень любопытны оптические свойства известковых игол. Уже в семидесятых годах XIX века *Naeske* невольно был поражен той геометрической правильностью игол, которая делает их похожими на кристаллы, и указал, что самое образование их в организме можно приравнять процессу кристаллизации. По его мнению, это есть своеобразная *биокристаллизация*, т. е. комбинация кристаллизующей деятельности углекислой извести и организующей деятельности плазмы. Иглы, или биокристаллы, представляют нечто среднее между органическим кристаллом и органическим секретом. Исследования гораздо более позднего времени подтвердили кристаллическую природу известковых образований не только у *Spongia*, но и у других беспозвоночных, несмотря на то, что сначала теория *Naeske* была из-за разных затруднений отброшена. Истинный характер строения известковых игол выяснили прекрасные работы *Ebner*. Двойная лучепреломляемость игол была известна уже раньше, но *Ebner* более подробным исследованием в поляризованном свете показал, кроме того, что каждая игла по своим оптическим свойствам отвечает одному кристаллу известкового шпата. Еще лучше это подтверждается опытами вытравливания. Дело в том, что разные кристаллы при действии на их поверхность разъедающих жидкостей растворяются ими не равно-

мерно, но обнаруживают на своей поверхности углубления правильной геометрической формы — фигуры вытравливания. Притом фигуры эти варьируют по характеру и положению на разных плоскостях кристалла. Возьмем, например, кристалл углекислой извести, представляющий комбинацию ромбоэдра с деутеропризмой. На плоскостях ромбоэдра муравьиная кислота выедает фигуры правильных треугольников, на плоскостях призмы — фигуры полуромбического характера. Мало того, положение треугольников на ромбических плоскостях обоих концов кристалла несколько различно.

Такие же фигуры появляются и на поверхности кусков, вырезанных из кристалла, причем на части поверхности, параллельной плоскостям ромбоэдра, получаются треугольнички, на части параллельной плоскостям деутеропризмы — несколько иные фигурки. И вот, попробовав делать опыты вытравливания на очень крупных иглах *Leucaltis* и *Leucandra*, Эбнер нашел, что на них появляются характерные для кристаллов известкового шпата фигуры вытравливания (рис. 51, А), и притом варьирующие по форме и положению на разных сторонах одной и той же иглы. Это позволило ему заключить, что каждая игла представляет собой как бы кусок, вырезанный из кристалла известкового шпата. А распределение фигур вытравливания позволяет нам даже найти, в каком направлении был вырезан такой кусок из воображаемого кристалла: одни стороны иглы вырезаны параллельно плоскостям ромбоэдра, другие — параллельно плоскостям призмы и т. п. (рис. 51, В). Таким образом кристаллизация, очевидно, играет немаловажную роль в образовании игол. Можно думать, что организующая роль плазмы сводится к тому, чтобы дать первый толчок, заложить первый зачаток иглы, имеющий определенную, характерную для данной губки форму, а остальной рост иглы происходит путем аппозиции новых слоев углекислой извести по законам кристаллизации. Сходство с кристаллами усугубляется еще тем, что при нарастании кристаллов пристающие частицы ориентируются оптически так же, как уже имеющиеся в кристалле; если мы возьмем иглу губки и положим в воду, пересыщенную известью, то последняя станет отлагаться на поверхности иглы, и отложившиеся слои обнаружат все те же свойства, как и части иглы, образованные самим организмом.

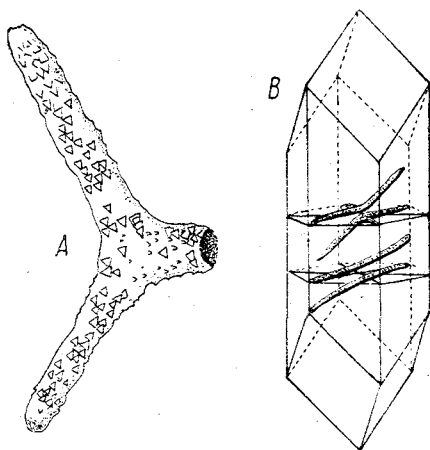


Рис. 51. А — *Leucaltis solida*, фигуры вытравливания; В — трехлучевые (выше) и однолучевые (ниже) иглы *Leucaltis*, ориентированные кристаллографически и вставленные в комбинацию призмы второго рода с ромбоэдром (по Эбнеру).

Значит здесь иглы продолжают в выделенном из губки состоянии нарастать как кристаллы. Вот, где наглядно сталкиваются органическое и неорганическое, законы физики и химии с биологическими, и мы видим, что эти законы представляют в общем единое целое.

Развитие игол в общих чертах начинается с того, что всякая игла закладывается внутри одной клетки-образовательницы — *склеробласта*, а сами склеробласты представляют собой дериваты эктодермы, уходящие более или менее глубоко в мезоглею. По *Maas*, зачаток иглы имеет вид маленького кристаллического зерна, но *Minchin*, повидимому — более справедливо, описывает его, как вакуолку, в которой лишь позднее откладывается минеральное вещество. У *Silicispongia* и все дальнейшее образование одноосных игол протекает внутри одной клетки, причем, судя по всему, сначала закладывается органический осевой стержень иглы, на котором уже затем наслаиваются пластинки кремнезема. Этот стержень в течение всего роста иглы находится по концам ее в сообщении с окружающей плазмой и даже несколько выдается наружу; вообще, повидимому, он играет важную роль в построении иглы, и через его посредство может происходить вторичное ветвление игол при помощи растворения части вещества иглы в месте отхождения ветки. Лишь при окончании роста иглы стержень замуровывается слоем кремнезема и после этого склеробласт гибнет. Игла либо остается внутри мезоглеи, либо (как в клетках воротника *Sycon*) выпирает из нее одним концом наружу. Так дело идет у обыкновенных кремнеземных игол. Но у некоторых кремневых губок одноосные иглы достигают гигантских размеров. Мало того, что иглы корневого снопа *Nehastinellidae* могут достигать 20—30 сантиметров и более в длину при толщине в миллиметр, бывают иглы еще крупнее. Экспедиция «Вальдивия» открыла на больших глубинах губку, которая обладает единственной колоссальной иглой в 1,5 метра длины при толщине с карандаш, причем этой иглой она втыкается в грунт.

Относительно подобных игол трудно думать, что во всем их формировании участвует всего одна клетка. Такое предположение подтверждается наблюдениями над одноосными известковыми иглами. *Minchin* (1908) несомненно показал, что таковые у *Leucosolenia* (рис. 52) возникают за счет двух клеток. Одна из них «основательница» (*founder*), лежащая более глубоко в мезоглее, закладывает в себе иглу и растит ее в длину. Другую клетку автор называет *thickener*, или «утолстительницей»; она лежит более поверхностно и, главным образом, увеличивает поперечный диаметр иглы.

При этом она иногда ездит по игле с места на место, смотря по тому, где требуется отложение новых слоев углекислой извести. По отношению к известковым одноосным иглам *Maas* (1898—1900) сделал у *Sycon* следующее весьма интересное наблюдение. Сначала у молодой губочки иглы эти растут весьма медленно, пока они лежат внутри тела губки. Но затем иглы эти высовываются концами свободно наружу, и с этой минуты рост их замечательно ускоряется, так что под микроскопом видно, как губка в удивительно краткий

срок покрывается целым лесом игол. Этот факт невольно наводит на мысль, что рост иглы, сначала идущий непосредственно за счет организма, затем происходит за счет выкристаллизовывания углекислой извести просто из окружающей воды, получившей доступ к поверхности иглы.

Еще сложнее процессы образования трех-, четырех- и многолучевых игол. По отношению к трехлучевым иглам Woodland (1906) показал для известковых губок, что каждый луч закладывается самостоятельно внутри отдельной клетки, и затем уже три

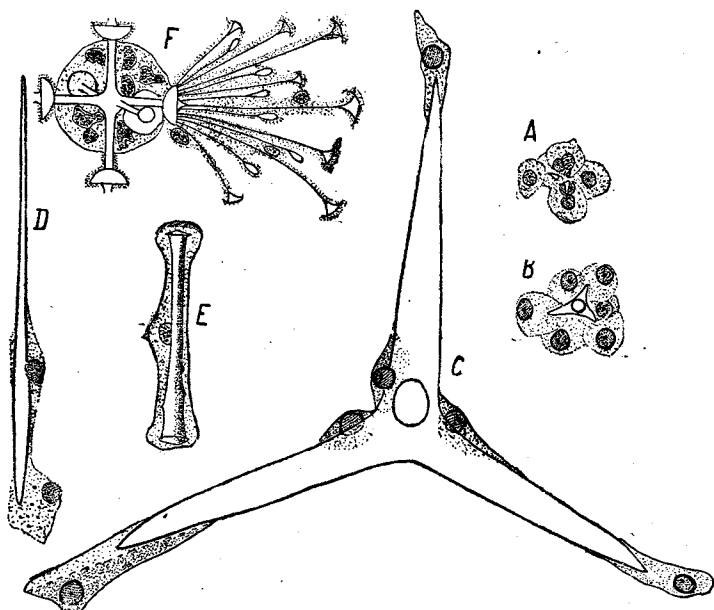


Рис. 52. Развитие игол губок. *A, B, C* — три стадии развития трехлучевой иглы *Leucosolenia*; *D* — образование однолучевой известковой иглы *Leucosolenia*; *E* — образование кремнеземной иглы (амфидиска) у *Leucosolenia*; *F* — образование флоринома у *Euplectella* внутри многоядерного синцития (из Догеля).

зачатка сливаются в центре и дают начало одной игле. При этом каждому лучу, кроме клетки-образовательницы, отвечает еще по «утолстительнице». Одна из двух клеток луча остается при его дальнейшем росте в центре, другая мигрирует к растущему концу (рис. 52, *A—C*).

У четырехлучевых игол четвертый луч возникает несколько позже, за счет особой клетки и уже, так сказать, припаявается к трехлучевой игле. Интересно, что этот склеробласт не кожного, а энтодермального происхождения. М а а с высказывает удивление, каким образом известковые иглы могут представлять одно кристаллическое неделимое, когда они слагаются из нескольких зачатков.

Но, по некоторым наблюдениям, маленькие зачатки лучей, покуда они самостоятельны, состоят еще из органического вещества, процессы же кристаллизации начинаются уже после их соединения воедино. Кроме того надо помнить, что это все же не простая кристаллизация, а особая биокристаллизация.

Многолучевые микросклериты кремнеземных губок, закладываясь внутри одной клетки, позднее обнаруживают присутствие нескольких клеток-образовательниц, но всегда образуются из одного центра. Всего сложнее строение красивых «флорикомов» Hexactinellidae, которые образуются внутри особого многоядерного синцития (рис. 52).

Расположение игол в теле и скрепление их. В наиболее простых случаях все иглы лежат отдельно. Это

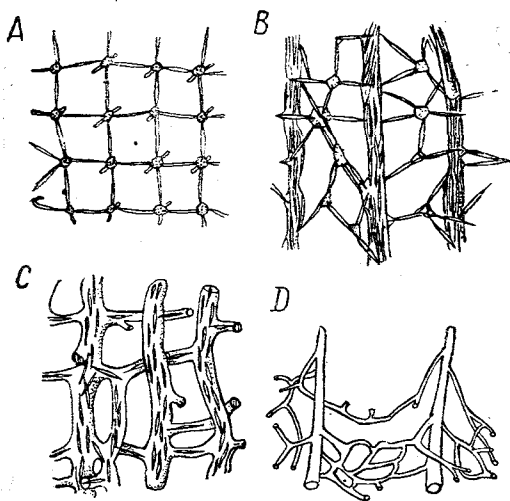


Рис. 53. Постепенная редукция кремнеземных игол и замена их спонгиновым скелетом у ряда губок. А — *Reniera*; В — *Pachychalina*; С — *Chalina*; D — *Euspongia* (по М и н ч и н).

касается всегда микросклеритов, а иногда и мегалосклеритов. Однако в целях упрочнения скелета обыкновенно устанавливается между мегалосклеритами известная связь. Проще всего таковая обеспечивается тем, что соседние иглы зацепляются друг за друга концами своих ветвей. Такой скелет все же еще подвержен при давлении смещениям. У других губок наблюдается уже спаивание игол друг с другом либо при помощи того же вещества, из которого состоят сами иглы (углекислая известь у всех *Calcarea*, кремнезем у всех *Hexactinellidae*), либо при помощи особого цемента (спонгин у *Demospongia*). Последний способ ведет к образованию комбинированного скелета. При этом на ряде представителей *Demospongia* можно проследить, как спонгин, играющий сначала в образовании скелета подчиненную роль, постепенно получает перевес над спикулами и в конце концов делается единственным компонентом скелета; такова серия (рис. 53) из *Reniera* с едва заметным узловым скоплением спонгина, *Pachychalina*, у которой большая часть игол заключена в тяжи спонгина, *Chalina*, где сравнительно немногочисленные иглы лежат по оси толстых спонгиновых волокон, и *Euspongia* с на- цело спонгиновым скелетом.

У *Calcarea* построение скелета таково: самый простой случай представляет стадия *Olynthus*, где монаксонные иглы лежат тангентально, а трехлучевые в один слой в стенке тела одним лучом вниз,

двумя — горизонтально. Почти то же сохраняется у взрослых Номосоела. У *Heterosoela* (типа *Sycon*) дифференцируется обыкновенно перистомальный скелет из монаксонных игол и три слоя игол в стенках тела: кортикальный, тубарный по стенкам жгутиковых каналов из трехлучевых и гастральный, самый внутренний, из четырехлучевых игол. У *Heterosoela* (типа лейконов) правильно расположенный радиальный тубарный скелет исчезает и заменяется совершенно неправильным паренхиматозным.

У *Hexactinellidae* их разнообразные и красивые иглы либо лежат свободно, либо спаяны в тяжи, причем во многих случаях обнаруживается замечательная целесообразность в их расположении, в смысле резистентности скелета. Так, у *Euplectella* продольные и кольцевые тяжи игол помогают губке выдерживать давление сверху (тяжесть самой губки, тяжести падающих на нее предметов и т. п.), тогда как две системы перекрещивающихся спиральных тяжей вполне отвечают идеальному теоретическому построению, нужному для выдерживания бокового давления или натяжения (подводные течения).

У большинства *Tetraxonida* по расположению их игол или тяжей можно различить скелет неправильно сетчатый или же радиального расположения, причем нередко из общего скелета выделяется особый поверхностный дермальный скелет.

Спонгиновый скелет лишь в исключительных случаях образует такие же геометрически правильные отдельные спиккулы, как скелет минеральный. Такова австралийская *Darwinella*; (Lendenfeld), у которой, кроме обыкновенного волокнистого спонгинового скелета, в паренхиме рассеяны настоящие спонгиновые же спиккулы шестилучевой формы, весьма похожие на иглы *Hexactinellidae*; утрачивая часть лучей, они могут становиться пяти-, четырех- и трехлучевыми. Такие формы образуют в смысле скелета как бы переход между кремневыми и роговыми губками. По крайней мере подобно спиккулам уже вне всякого сомнения возникают отдельные прямые спонгиновые волокна, рассеянные в мезоглее кремневой губки *Reniera* (она обладает, кроме того, и кремневыми спиккулами). Эти волокна, по данным L'Oiselet (1898), происходят за счет особых расположенных правильными рядами клеток, внутри каждой из которых образуется сначала маленький отрезок будущего волокна (рис. 54, C—E). Затем эти отрезки спаиваются друг с другом в местах соприкосновения клеток-образовательниц и дают одно длинное волокно, а клетки, выделившие его, подвергаются, повидимому, распаду. Тот же способ образования свойствен, судя по данным Fol (1890), интересным спонгиновым «филаментам» средиземноморской *Hircinia*, лежащим в виде петлеобразно извитых, вздутых на концах нитей среди петель обычного рогового скелета.

Однако такое нахождение в теле губок отдельных спонгиновых скелетных элементов составляет, повторяю, редкость. Типичный роговой скелет имеет и иное строение и возникает иным способом.

У большинства роговых губок от небольшой, нередко разбитой на участки, подошвенной роговой пластинки поднимаются, внедряясь внутрь мезоглеи, более или менее многочисленные волокна спонгина, доходящие до поверхности губки и приподнимающие покровы в виде местных бугорков. Эти главные «волокна», подпирающие тело губки, соединяются друг с другом сетью вторичных волокон, или перекладин, так что весь скелет принимает грубаячеистое или сетчатое строение (*Euspongia* и др.). Как главные, так и побочные волокна сплошь и рядом обнаруживают большую правильность расположения, слагаясь в пучки, образуя в теле губки радиальные перегородки (*Stelospongia*) и т. п. Или, например, у некоторых видов *Verongia* ячейки между анастомозами вторичных волокон (у большинства губок неправильные) принимают вид квадратов, расположенных рядами, вследствие чего скелет получает решетчатое строение. Гораздо реже роговой скелет состоит из нескольких отходящих от подошвы внутрь тела губки отдельных деревьев (*Aplysilla*) или из единственного стоящего на подошве спонгинового дерева (*Dendrilla*).

Волокна спонгинового скелета более или менее цилиндричны и состоят из двух слоев разной консистенции: из осевого тяжа и из коркового вещества. Осевой тяж образован слабопреломляющим свет более мягким веществом и нередко содержит мелкие зернышки. Корковое вещество гораздо сильнее преломляет свет, гомогенного строения и облекает осевой тяж многочисленными концентрическими слоями. Превалирует то одно, то другое из этих веществ.

Есть много губок, у которых роговой скелет посредством агглютинации включает в свои волокна различные посторонние частицы: песчинки, а также скелеты или обломки скелетов других животных. Таковы *Hircinia*, *Spongelia* и др. Захват этих частиц становится понятным, если мы вспомним, что концы главных волокон скелета подходят к самой поверхности тела, и что спонгин *in statu nascendi* представляет собой вязкую и липкую массу. Чаще всего в качестве строительного материала употребляются обломки кремнеземных иголок других губок, а также кусочки скелета иглокожих и целые раковинки корненожек. Обыкновенно все эти частицы диаметром своим не превышают 0,1 мм. Указывая на известный подбор строительного материала по качеству и по величине частиц, Ф. Е. Schulze объясняет его чисто механическими причинами, а именно степенью агглютинирующей способности поверхности тела губки, с одной стороны, и подъемной силой токов окружающей воды (которая доставляет губкам строительный материал) — с другой. Все посторонние частицы спаяны спонгином, который выполняет промежутки между ними и сглаживает поверхность скелетных тяжей.

Способ образования волокон спонгина характеризуется тем, что они возникают *интерцеллюлярно* или *межклеточно*. Все новообразующиеся части рогового скелета одеты эпителиообразным слоем высоких цилиндрических клеток спон-

гобластов, которые и являются образовательницами скелета. Спонгобласты образуют вокруг волокон сплошную муфту, а на конце растущего волокна скопляются в виде многослойного колпачка (рис. 54, А и В). Усиленный терминальный рост волокон естественно требует накопления на их концах особенно большого числа спонгобластов. Прилегая к формирующемуся волокну своими внутренними концами, спонгобласты выделяют на поверхности все новые и новые слои спонгина. Спонгобласты имеют вид высоких грушевидных клеток, суженным концом своим прилегающих к волокну.

Внутри спонгобластов видны зернистые включения секрета, который потом превращается в спонгин. Самая природа спонгобластов толкуется различно. Одни (F. E. Schulze) видят в них видоизмененные клетки мезоглеи, тогда как другие (Burk, Biedermann), быть может с большим правом, считают их за результат изменения наружного эпителия. Это тем более вероятно, что, по Minchin, эпителий губок нередко принимает железистый характер, очень напоминая при этом по форме и строению клеток типичные спонгобласты.

О т н о ш е н и я м е ж д у разными родами скелета губок. Какой тип скелета следует считать более примитивным — минеральный или спонгиновый? Среди современных губок спонгиновый скелет, повидимому, является вторичным, причем можно установить серию градаций от чисто кремнеземного скелета к чисто роговому. В этом отношении особенно убедительны некоторые роговые губки, которые в личиночном состоянии имеют минеральные спикулы, но впоследствии их утрачивают. Таким образом вышеуказанный нами ряд градаций (от *Reniera* через *Pachychalina* и *Chalina* к *Euspongia*) замыкается, наконец, губками, совершенно потерявшими какой бы то ни было скелет (*Halisarca*). Интересно, что такие, лишенные подпирającego их скелетного остова губки большей частью имеют вид небольших и низких корочек и наростов, стелящихся по субстрату.

Скелет и окружающая среда. Вертикальное пространство морских губок показывает, что, в общем, наиболее

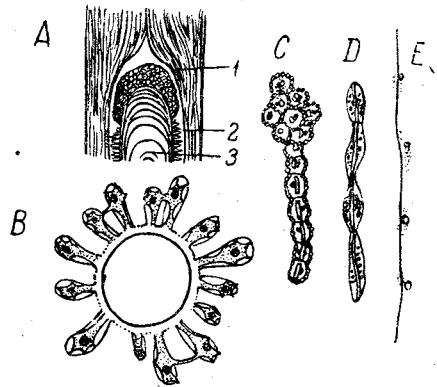


Рис. 54. А — *Dendrilla rosea*, продольный разрез через конец спонгинового волокна.

1 — концевая шапочка из спонгобластов; 2 — футляр из спонгобластов, одевающий концентрически-слоистое волокно (3).

В — *Euspongia officinalis*, поперечный разрез волокна (внутренний светлый круг) с периферической обкладкой из спонгобластов; С—Е—*Reniera ingalli*; три стадии образования спонгиновых волокон внутри ряда клеток-образовательниц, в Е — последние погибают, а отрезки волокна сливаются в одно волокно (из Догеля).

нежный скелет встречается у глубоководных форм, живущих в абсолютно спокойной воде (таковы изящные *Hexactinellidae*), тогда как губки, обитающие в литоральной зоне, а особенно в полосе прибоя, обладают в большинстве случаев роговым скелетом. Роговой же скелет, благодаря своей эластичности, является наиболее прочным. Действительно, как замечает Kellер, животные из полосы прибоя должны обладать скелетом либо необычайно массивным, либо крайне гибким и эластичным: первую возможность воплощают в себе кораллы, вторую — роговые губки.

СКЕЛЕТ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (Coelenterata)

Скелет Coelenterata мы понимаем лишь в виде такового полипидных форм, обладающих настоящим скелетом. Студенистая мезоглея медуз, хотя и представляет собой скопление соединительной ткани, в значительной мере определяющее форму животного, но типичным скелетом названа быть не может.

Класс гидрозоев (Hydrozoa)

Скелет гидроидных полипов в громадном большинстве случаев носит очень распространенный у беспозвоночных характер выделяемой поверхностью тела псевдохитиновой кутикулы. Эта оболочка называется *тэкой*, или *перисарком*. Перисарк отсутствует только у гидр. У *Athesata* перисарк одевает корни, ствол и ветки колонии, вплоть до основания гидрантов, но сами гидранты остаются открытыми. У *Thesaphora* перисарк нарастает и на гидранты, либо в виде короткого воротничка (*Halecium*), либо в виде целого колокола, внутрь которого втягивается гидрант в случае опасности (*Obelia*, рис. 55). Наконец у *Calycella* от краев колокола отходит венчик треугольных лопастей, которые при втягивании гидранта смыкаются над ним в виде конической крышечки. В редких случаях (*Perigonimus*) перисарк уплотняется приклеиванием к нему посторонних частиц. До образования минерального скелета у Hydrozoa дело доходит редко. Однако имеется один отряд, *Hydrocorallinae*, который целиком состоит из форм, обладающих массивным известковым скелетом, очень похожим на таковой кораллов. *Hydrocorallinae* образуют массивные, слабо ветвящиеся колонии, состоящие из многочисленных переплетающихся и анастомозирующих трубок ценосарка, на концах которых торчат на поверхности колонии гидранты. Все промежутки между трубками заняты известковым скелетом, выделенным эктодермой полипов. Гидранты обладают неопределенно долгим ростом и от времени до времени отграничиваются от своих более глубоких частей выделяемой ими известковой перегородкой (*tabula*). Вся часть полипа, лежащая ниже табулы, отмирает. Вследствие этого в массивных колониях *Hydrocorallinae* только поверхностная пленка в 1,5—5 мм состоит из живых тканей; все глубже лежащее есть лишь минераль-

ный скелет. По удалении тканей животного едким кали скелет обнаруживает свое пористое строение: он точно источен червями, причем каждая трубчатая полость содержала у живой колонии одного из полипов. *Hydrosorallinae* живут в дальневосточных и в тропических морях и участвуют в образовании коралловых рифов.

Наружный скелет *Siphonophora*. Говоря о наружном скелете *Hydrozoa*, нельзя не упомянуть о своеобразной структуре воздушного пузыря сифонофор отряда *Chondrophorida* (*Porpita*, *Velella*, рис. 131, А). Эти сифонофоры плавают всегда на поверхности моря, выставив воздушный пузырь над водой. Он

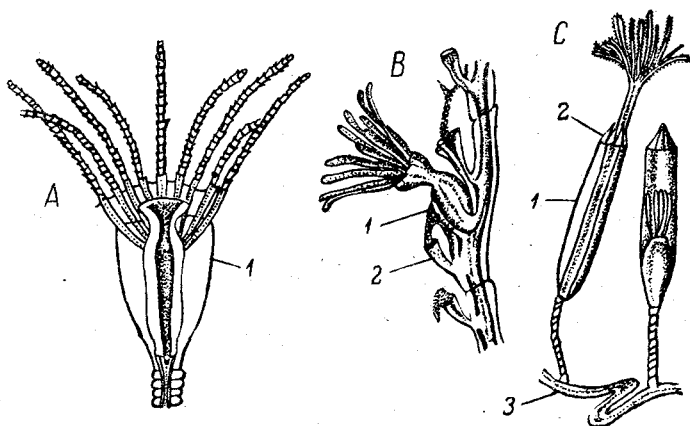


Рис. 55. А — гидрант *Obelia flexuosa*, окруженный гидротэкой (1);
В — участок ветви *Antennularia antennaria*.

1 — обыкновенные гидранты; 2 — нематоды.

С — две особи *Calycella syringa*, левая в расправленном, правая во втянутом состоянии.

1 — гидротэка; 2 — крышечка из треугольных лопастей; 3 — гидрориза (по А л ь м а н у).

образует род правильного купола (*Porpita*), вершина которого глубоко впячена, а впячивание содержит воздух. Эпителиальная стенка впячивания выделяет плотную, но тонкую выстилающую пузырь кутикулу. По мере вырастания животного эпителий пузыря отстает от кутикулярной выстилки его и выделяет затем концентрически с первой кутикулярной чашей вторую, тогда как промежуток между обоими кутикулами заполняется воздухом. Через известный период времени тот же процесс повторяется, так что пузырь взрослого животного содержит в себе серию вложенных друг в друга хитиноидных резервуаров, или камер, открывающихся на вершине пузыря общей порой; полости камер сообщаются между собой при помощи мелких отверстий, *пневматопилей*. Кутикулярная, плотная выстилка воздухоносных полостей воздушного пузыря не позволяет им спадаться и, таким образом, несет настоящую опорную функцию.

Класс коралловых полипов (Anthozoa)

Среди коралловых полипов минеральный (известковый) скелет подкласса *Octocorallia* напоминает способом своего образования скелет губок, скелет же подкласса *Hexacorallia* стоит ближе к такому же гидроидных полипов.

Скелет *Octocorallia*. Скелет *Octocorallia* либо чисто известковый, либо представляет комбинацию минеральных и органических составных элементов.

Минеральный скелет *Octocorallia* внутренний и залегает в мезоглее. В основе он состоит из отдельных иголок, или спикул, образующихся внутри особых клеток склеробластов, берущих начало из эктодермы.

Форма спикул у *Octocorallia* вытянутая в длину, причем они обыкновенно не гладкие, а покрыты буграми. При сравнительноанатомическом изучении Kölliker (1864—1865) нашел возможным свести все разновидности спикул к немногим основным формам. Главная исходная форма — это — палочка, на обоих концах которой сидят по три поставленных перпендикулярно к продольной оси отростка (рис. 56, А). Отростки одного конца чередуются с отростками другого,

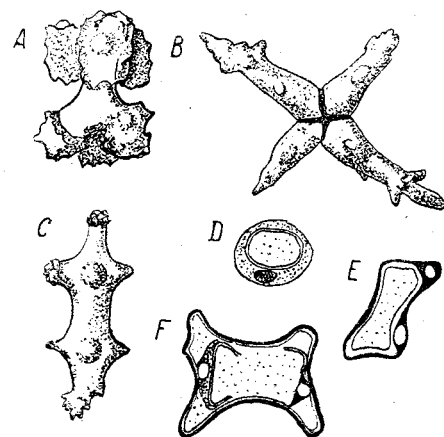


Рис. 56. Спикулы *Octocorallia* и их развитие. А — *Isis hippuris* шестилучевая спикула; В — *Briareum arboreum*, сросток из четырех спикул; С — *Gorgonia fusco-purpurea*, восьмилучевая спикула; D—F — *Alcyonium digitatum*, три стадии развития спикулы.

а не лежат прямо над ними (молодые спикулы *Corallium rubrum*, спикулы *Isis*, *Paragorgia*).

Отростки могут сглаживаться (у *Renilla*), но палочка сохраняет трехгранную форму, причем грани пробегает по ней спиралью (сравни расположение шести отростков).

Из шестилучевых получаются прежде всего восьмилучевые (*Corallium*, *Alcyonium digitatum*) тем, что продольная ось спикулы продолжается за оба венчика отростков (рис. 56, С), а из этих двух главных форм происходит ряд модификаций, совершающихся по вполне определенному пути. А именно концевые отростки, удлиняясь, дают на себе все новые трехчленные венчики боковых бугров, чередующихся в положении с рядом стоящими. Если через x обозначим группу из трех ветвей, а через n два концевых отростка, то постепенное увеличение числа отростков можно выразить в следующей формуле: $2x$; $(2x + n)$; $4x$; $(4x + n)$; $6x$; $(6x + n)$ и т. д.

В дальнейшем боковые ветки могут выгонять на себе новые

трехчленные пучки отростков так, что форма спикул становится весьма неправильной и строение ее трудно истолковать.

Отростки одного венчика могут сливаться вместе, так что получают формы вроде амфидисков губок и т. д. Наконец иногда лишь один из концов спикулы испытывает усиленное развитие и разветвление, тогда как другой остается простым, получают спикулы в виде бугристой булавы и т. п.

Любопытное явление представляет собой образование сростков, или друз из двух-трех-четырёх однородных спикул (рис. 56, В). Невольно при этом бросается в глаза сходство с друзами кристаллов.

Физическое строение спикул. Иглы состоят из органической основы, которую можно выявить осторожным декальцированием, и кристаллического углекислого кальция, который состоит, повидимому, из множества очень мелких кристалликов или иглочек. Интересно при этом, что, хотя спикулы обладают двояким лучепреломлением и похожи на спикулы губок, обнаруживая красивые радужные фигуры при скрещенных николях, однако E b n e r (1887) лишь в одном случае (*Maelitheia ochracea*) удалось найти, что спикула ведет себя в оптическом отношении как отдельный кристалл.

Развитие игол. Интрацеллюлярное образование игол было известно уже K o s c h (1878), но подробно его исследовал W o o d l a n d (1906) у *Alcyonium*. Оказалось полное сходство с губками. Спикулы возникают в виде зерна внутри склеробласта, потом ядро клетки делится и получается двухядерный синцитий, внутри которого протекает весь последующий рост иглы (рис. 56, D — F).

Расположение спикул в теле. В своей наиболее примитивной форме скелет состоит из отдельных разбросанных в теле спикул. При этом иглы могут либо быть рассеяны во всей мезоглее (*Pennatula*) колонии и стенках полипов, либо занимать более определенное положение. Так, в стволе и ветвях колонии иглы нередко образуют корковый слой, почти отсутствуя в центральных частях мезоглеи (*Alcyonium*); иногда такие корковые спикулы приобретают явное защитное значение, вытягиваясь в радиальные ключки (*Paramuricea*). В других случаях, когда иглы занимают осевое положение в мезоглее колонии, выступает на первый план их опорная роль. Это сказывается в том, что они вытягиваются в длину и располагаются все параллельно продольной оси веток целыми пучками. Иногда (*Solanderia*) они при этом задевают друг за друга боковыми отростками, не сливаясь, а отсюда один шаг к слитному скелету — параллель тому, что было описано у губок.

При таком слиянии форма получающегося скелета всецело зависит от формы колонии. Можно различить два следующих главных типа (рис. 57).

1. Тип *Tubipora*. Колонии органчика (*Tubipora*) состоят из многочисленных полипов, расположенных параллельно и соединенных горизонтальными перекладинами ценосарка; общей оси и ветвей у колонии нет. В таком случае и скелет образует в мезоглее каждого

полипа вокруг него изящную трубочку, а трубочки соединяются несколькими этажами горизонтальных пластинок, происходящих из слившихся спикул в перекладинах ценосарка.

2. Тип *Corallium rubrum*, когда колония древо-видна, и скелет образует внутри нее и ее ветвлений плотную ось. L a s a z e - D u t h i e r s в своей образцовой монографии знакомит нас с образованием и строением этого осевого скелета у благородного коралла. Деревца *Corallium* обладают тонкой ярко-красной мясистой корой ценосарка, из которой торчат наружу нежные, кружевные, молочно-белые полипы. Гастральные полости полипов сообщаются между собой и с системой проходящих в коре

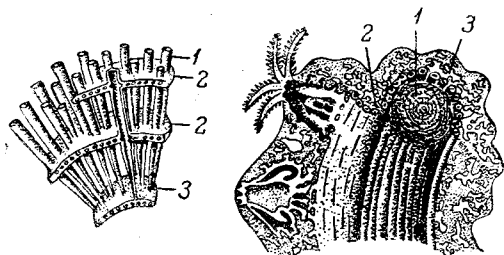


Рис. 57. Слева — строение скелета у *Tubipora*.

1 — трубки отдельных полипов; 2 — горизонтальные перекладины; 3 — основная пластинка.

Справа — отрезок колонии благородного коралла (*Corallium rubrum*).

1 — скелетная ось внутри ствола; 2 — продольные и 3 — сетчатые каналы ценосарка (из Д е л я ж а).

вдоль стебля и ветвей соединительных каналов, выстланных эндодермой. В мезоглее коры разбросаны мелкие спикулы красивого красного цвета; они-то и придают цвет ценосарку. Под корой вся ось колонии занята цилиндрическим известковым стержнем, чаще всего мясочного, реже розового, бело-розового или даже белого цвета. На поперечном шлифе видно, что ось стержня занята трехгранной пластинкой несколько иной консистенции, чем окружающие слои. На концах ветвей, где скелет еще не вполне сформирован, весь стержень ограничивается этой пластинкой и имеет ясную трехгранную форму. Такой осевой скелет в исходных стадиях закладывается, однако, в форме, напоминающей *Tubipora*. У только что получившихся из планулы одиночных полипов до начала почкования их видно, как группы спикул, покоящихся в мезоглее стенок, спаиваются известковым цементом. Получается на половине окружности полипа вертикальная пластинка, имеющая форму тонкой подковы, это — первый зачаток осевого скелета. Происхождение ее из стелющихся спикул хорошо видно под микроскопом по торчащим из пластинки концам их и по зазубренным краям пластинки. Потом начинается почкование, причем сначала почки образуются в три серии; вследствие этого скелет колонии складывается сначала из трех подковообразных пластинок, обращенных друг к другу выпуклостями и сливающихся ими: получается трехгранный вертикальный стержень. Дополнительным отложением известия и иголок, преимущественно на вогнутых фасах его, стержень переходит с возрастом к цилиндрической форме. Итак, следовательно, осевой скелет произошел здесь из трубчатого путем спаивания спикул лишь

на одной обращенной внутрь стороне полипов, тогда как на наружной они остаются разбросанными.

Скелет отряда *Gorgonaria* (рис. 58) представляет ряд отличий в том смысле, что у этих животных к рассеянному в мезоглее спикulam присоединяется еще органический роговой скелет, образующий ось древовидной колонии и ее ветвей. Эта ось окружена со всех сторон выделяющим ее эпителиальным чехлом, что сначала подало повод к неверным заключениям об ее происхождении. К о с h (1878) и K i n o s h i t a (1913) думали, что ось является продуктом выде-

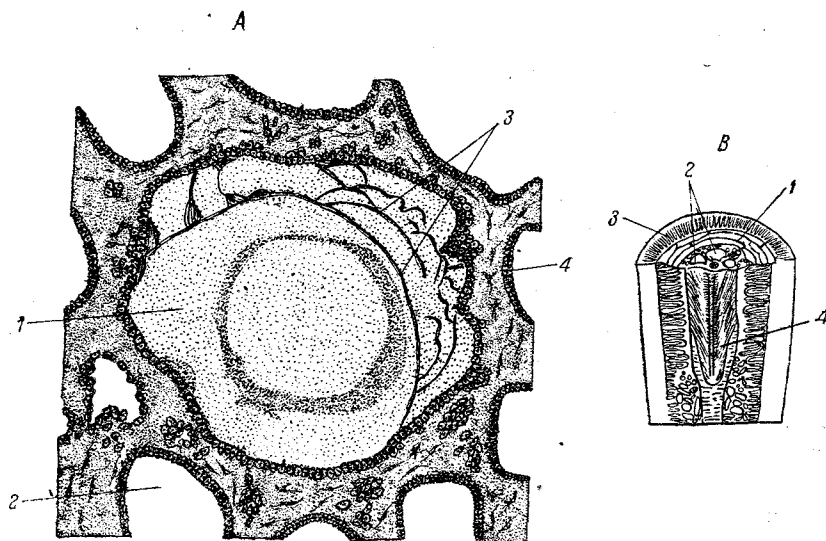


Рис. 58. А — *Plexaura* (*Gorgonaria*), поперечный разрез через скелетную ось и окружающую мезоглею.

1 — центральная ось; 2 — канал гастроваскулярной системы; 3 — роговые пластинки, прилегающие к оси; 4 — эндодерма.

В — *Pteroeides griseum* (*Pennatularia*), схематический продольный разрез стебля колонии у нижнего конца скелетной оси.

1 — скелетная ось; 2 — продольные каналы; 3 — радиальные септы; 4 — оболочка оси (из К ю к е н т а л я).

ления чрезвычайно глубокого впячивания эктодермального эпителия подошвы животного, т. е. что осевой скелет *Gorgonaria* по сути дела есть наружное образование. Однако К ю к е н т а л (1923) показал, что по своему происхождению роговая ось *Gorgonaria* — мезоглеального происхождения, а самый генезис ее больше всего напоминает таковой рогового скелета губок. У части *Gorgonaria* (подотряд *Scleraxonia*) скелет оси состоит из многочисленных спикул, спаянных вместе роговым веществом, выделяемым отдельными, разбросанными в мезоглее клетками. У других *Gorgonaria* (подотряд *Holaxonia*) спикулы оси исчезают и заменяются концентрически слоистым роговым веществом. Кроме центральной роговой оси

в мезоглее *Holaxonia* разбросаны еще отдельные роговые пластинки, выделяемые тяжами мезоглеальных клеток. Отсюда можно заключить, что и осевой стержень *Holaxonia* образовался за счет мезоглеальных клеток, сначала рыхло разбросанных в мезоглее, потом складывавшихся в кучки и тяжи и, наконец, сложившихся в сплошной чехол, окруживший минеральную ось, причем спиккулы постепенно отступают на второй план, заменяясь роговым веществом, а затем и совсем исчезают. Состав оси может быть на всем протяжении роговым, или она в большей или меньшей мере пропитывается вторично

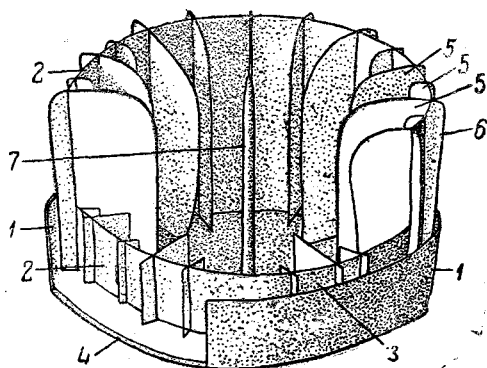


Рис. 59. Схема расположения скелетных частей шестилучевого кораллового полипа.

1 — эпитека; 2 — тэка; 3 — полость между тэкой и эпитекой; 4 — подошвенная пластинка; 5 — склеросепты; 6 — ребра; 7 — columella (из Деляжа).

углекислой известью, а у некоторых форм (*Isis*, *Mopsea* и др.) ствол состоит из чередующихся участков чисто роговых и рогово-известковых. Роговые оси *Gorgonaria* большей частью отличаются темнотой или черным цветом. Такого же, по всей вероятности, происхождения и роговой осевой скелет морских перьев (отряд *Pennatularia*), представляющий собой прямую, окруженную эпителиальным чехлом палочку, на которую как бы надета сама колония полипов.

Скелет *Hexacorallia*. *Hexacorallia* либо бывают лишены скелета вовсе — *Actiniaria*, либо обладают массивным минеральным скелетом — *Hexacorallia s. str.* К последним относятся, например, почти все рифообразующие кораллы тропических морей. Скелет их состоит, как и у *Octocorallia*, из углекислой извести, но из другой ее разновидности — арагонита. Кроме того этот скелет является наружным, приближаясь в этом отношении к таковому *Hydrocorallinae*.

Состав скелета. Типично скелет (рис. 59) складывается из следующих частей: 1) подошвенная пластинка, на которой покоится полип; 2) от нее поднимаются кверху радиальные склеросепты, а с периферии тело одето 3) более или менее высокой тэкой, которая может представлять самостоятельное образование, а может быть сформирована и периферическими концами септ; 4) центральная *columella*; 5) *costae*, или ребра, на наружной стороне тэки; 6) эпитека — кольцо извести, окаймляющее тэку снаружи у ее основания и представляющее вырост подошвенной пластинки. Соседние септы часто бывают соединены перекладинами, или синаптикулами, а чашечка нередко бывает поделена в горизонтальном направлении толстыми перегородками — *tabulae*.

Таков скелет одиночного коралла, например *Caryophyllia*. Хотя местами он глубоко вдается в тело полипа, но везде остается наружным, будучи подостлан слоем эктодермальных клеток — образовательниц скелета, или каликобластов.

Количество отдельных составных частей скелета подвержено у разных представителей *Hexacorallia* широким вариациям. Так, вместо одной колонки, или *columella*, может быть целый венчик вертикальных столбиков и т. п. Особенно сильны различия в числе склеросепт. Как правило, можно сказать, что число их является кратным шести. В молодом возрасте у большинства *Hexacorallia* закладываются только шесть септ первого порядка, лежащих внутри шести внутренних гастральных камер первого же порядка. Однако по мере образования новых внутренних камер, возрастает и число склеросепт, причем они возникают целыми циклами. Так, после шести склеросепт первого порядка закладываются шесть септ второго порядка, затем двенадцать септ третьего порядка, далее двадцать четыре септы четвертого порядка и т. д. В окончательном виде у взрослого полипа число склеросепт колеблется от двенадцати до нескольких сот.

Развитие скелета было впервые подробно исследовано Косх у *Astroides calicularis*. Зачаток скелета появляется на подошве осевшей планулы в виде кольцеобразной тонкой пластинки. Потом края не сходятся, и получается цельная подошвенная пластинка. Первые зачатки септ закладываются в виде радиальных складок эктодермы. Под каждой складкой эктодерма отделяется от известковой пластинки; в пространстве между обоими слоями складки выделяются крупинки извести, образующие септы, и уже позднее септы сливаются с базальной пластинкой. Наружные раздвоенные края их, сливаясь, образуют таку, а внутренние концы сливаются в *columella*. Таким образом весь скелет закладывается вне эктодермы животного, которую он только, нарастая, местами может более или менее глубоко впячивать внутрь тела.

Самое выделение углекислой извести совершается, по данным Косх (1882), путем отложения эпителиальными клетками на своих наружных поверхностях шаровидных комочков, чешуек или сферокристаллов извести, имеющих радиально исчерченное строение, что указывает на их состав из многочисленных кристаллических иголок. Каждая чешуйка скелета есть продукт выделения одной эпителиальной клетки. На более старых частях скелета чешуйчатое строение его сглаживается.

Взаимоотношения между мягкими частями и скелетом. Как мы видели, тело одиночного коралла сидит, как жолудь в его чашечке, в таке. В большинстве случаев верхняя треть полипа торчит свободно наружу. Мало того, краевые части мягкого тела даже как бы переливаются за границы таки, отчасти прикрывая ее снаружи. Эта внечашечная часть полипа состоит из всех трех слоев тела и продолжения его гастральной полости. У колониальных форм именно эти части полипов сооб-

щаются между собой, переходя незаметно друг в друга. Эти промежуточные между полипами части живого тела колонии, которые строго не могут быть отнесены ни к одной отдельной особи, называются деносарком.

В случае пористого скелета сообщение между полипами устанавливается не только через посредство верхней внечашечной части полипа, но и при помощи многочисленных, выстланных энтодермой каналов, пронизывающих стенки таки.

Образование колоний и их скелета. Образование колоний есть результат бесполого размножения, не доведенного до конца. Весьма интересен вопрос о судьбе скелета полипов при этих процессах и о том, как образуется массивный общий полипняк, свойственный большинству *Hexacorallia*. Размножение совершается либо почкованием, либо продольным делением. Между обоими способами имеется существенная разница в следующем. В первом случае молодой зооид со своим полипняком возникает целиком вне чашечки родителя, и все части его скелета формируются заново. При этом скелет родителя является лишь субстратом для прикрепления скелета почки. При делении делится сначала лишь верхняя мягкая часть полипа, скелет же вместе с нижней частью полипа остается неизменным и неразделенным. Но когда скелет, вырастая вверх, достигает места бифуркации, он сам раздваивается. Сначала раздваивается *columnella*, потом ущемляются края таки, перетяжка увеличивается, и постепенно образуются две чашечки. Уже обызвестленные части никогда не подвергаются перемоделировке. Деление бывает или совершенно равномерным (*Mussa*) или неравномерным (*Lophohelia*). Это последнее походит по виду на почкование, но здесь весь скелет дочерней особи отщепляется от такового материнской. Порядок взаимного расположения почек или дочерних особей при делении оказывает решающее значение на форму получающейся колонии. Она зависит от следующих факторов: место образования почек, их частота и направление, угол бифуркации двух делящихся особей, отношение быстроты роста в высоту и быстроты роста в толщину и т. д.

Комбинацией этих процессов получают несколько типов колоний.

1. **Древовидный тип** с дихотомическим ветвлением ствола и ветвей колонии. Получается делением. Плоскости деления проходят в разных направлениях, вследствие чего дихотомия приводит к древовидной форме колонии.

2. **Пластинчатый тип.** Получается, как предыдущий, дихотомией, но при условии, что все деления проходят в одной плоскости: получается пластинка, по свободному краю которой сидят полипы. Вследствие стесненности полипов в колонии делятся лишь крайние особи, отчего пластинка растет лишь обоими краями. Простая форма пластинки может усложняться тем, что она становится складчатой или изгибающейся, или, вследствие того, что один полип делится в новом направлении, может получиться отходящая от ос-

новой побочная пластинка, под углом или перпендикулярная к первой.

3. М а с с и в н ы й т и п. Получается из обоих предыдущих типов путем сближения соседних полипов и слияния их или прямо стенками так или через посредство ребер такі.

4. М э а н д р и ч е с к и й т и п. Тесно связан с пластинчато-массивным типом, при котором колония состоит из многих пластинок, слившихся краями. Отличается от него тем, что разделение чашечек здесь не доводится до конца и получаются ряды более или менее полно сообщаящихся между собой так (рис. 60, В). Иногда между соседними такami еще видны ясные пережимы, иногда же все чашечки одного ряда сливаются в один общий сложный, лентовидный *calyx*, с общей пластинчатой *columellой*, по сторонам которой лежат симметрично два ряда септ, совершенно утративших радиальное расположение. Надо, однако, иметь в виду, что над каждой такой длинной «долиной» поднимается ряд отдельных живых полипов, каждый со своим ртом, венчиком щупалец и т. д.

С к о р о с т ь н а р а с т а н и я к о л о н и й. Кроме разных косвенных показаний, *V a u g h a n* (1913) и др. вели прямые наблюдения над ростом кораллов. Планула *Favia* дает через 1 год колонии в 20 мм² при 5 мм высоты. *Porites* за то же время дает колонии в 23 × 14 мм при 3 мм высоты. *Eusmilia* — 20 × 20 мм, при 18 мм в высоту. Однако эта скорость с вырастанием колонии должна увеличиваться, ибо возрастает число размножающихся особей. Из косвенных показаний, по *W e l l - s t e a d*, корабль, затонувший в Персидском заливе, за 20 месяцев покрылся коркой кораллов в 60 см толщиной. Многие при этом зависят от вида коралла. Пористые кораллы растут гораздо быстрее плотных. На подводных частях корабля, затонувшего 64 года назад, *Madrepora* образовали слой в 4,5 м, а *Orbicella*, осевшие на бутылках, слой всего лишь в 20 см толщиной.

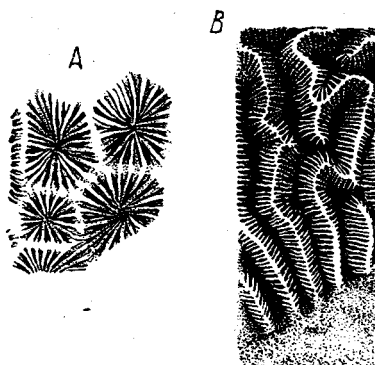


Рис. 60. А — несколько скелетных чашечек *Prionastraea vasta*; В — часть поверхности скелета *Coelotia arabica* (по Ключинскому).

СКЕЛЕТ ЧЕРВЕЙ (Vermes)

Громадное большинство червей не имеет наружного скелета, который мы встречаем, собственно, только у Bryozoa и Brachiopoda. Хитиноидная кутикула многих червей, как то Annelides, Gephyrei, не достигает той плотности, какой обладают хитиновые покровы

Arthropoda, а потому лишь с натяжкой может быть отнесена к настоящим опорным образованиям.

Однако у червей широко распространена одна категория образований, претендующая на значение опорных, это — соединительная ткань многих *Vermes*. Особенно подробно вопрос о соединительной ткани, или так называемых пограничных образованиях, у червей разобран Ливановым (1914).

Пограничные образования червей. Уже у низших групп червей, а именно *Turbellaria* и других *Platodes*, а также у *Nemertini*, *Polychaeta*, *Oligochaeta* и *Hirudinea* во многих местах тела, а именно под наружным и кишечным эпителием, между мышечными волокнами, а также в промежутках между различными внутренними органами (кроме форм, обладающих хорошо развитым целомом) замечаются прослойки, тяжи, перепонки и пластинки особого соединительного вещества. Соединительнотканый характер его хорошо виден из окрашивания в розовый цвет по ван-Гизону и в синий по Маллори. Описанное вещество либо совершенно бесструктурно, либо содержит в себе форменные элементы в виде тончайших волокон. Оно может иметь разную степень густоты. В некоторых местах тела, например под наружным эпителием у всех *Platodes* и *Nemertini*, соединительнотканное вещество сильно уплотняется, образуя так называемую *базальную перепонку* (*membrana basilaris*). В других местах соединительная ткань более или менее разрыхляется, обнаруживая многочисленные пустоты и принимая вследствие этого ячеистое строение (паренхима *Platodes* и *Hirudinea*). Эти различия, однако, несущественны и, как справедливо указывает Ливанов, соединительная ткань морфологически представляет во всех перечисленных группах червей одно цельное образование. Это отнюдь не мешает, однако, происхождению соединительной ткани даже у одного и того же животного из разных источников. По данным Ливанова, опирающегося, кроме собственных работ, на большой литературный материал, указанные тяжи, перепонки и т. д. возникают частью за счет экто- и эндодермального эпителия (как их *membranae limitantes*), частью же за счет секрета их клетками мезенхимы.

Ливанов, вполне справедливо указывая на то, что до сих пор соединительнотканым образованиям у беспозвоночных уделялось чересчур мало внимания, впадает, однако, в этом отношении в противоположную крайность. Он склонен придать совокупности соединительнотканых образований значение особого четвертого, неклеточного зародышевого листка, *парабласта*. Разнородность происхождения и одновременность появления элементов соединительной ткани в индивидуальной жизни, признаваемая самим Ливановым, говорят против правильности установления понятия о парабласте, как о зародышевом пласте. Применение этого термина допустимо, однако, в целях сокращения обозначений элементов соединительной ткани. Что касается опорного значения парабласта, то таковое более или менее неоспоримо лишь для некоторых

типов его, а именно для базальной перепонки *Platodes* и *Nemertini*. Эта перепонка, одевающая все животное под его наружным эпителием в виде сплошного чехла, действительно, повидимому, обеспечивает червя сохранение им постоянной формы тела, поддерживая стенки последнего. Кроме того базальная перепонка обладает и другим свойством опорной ткани. Она служит для прикрепления волокон dorзо-вентральной мускулатуры. У части *Turbellaria* базальная перепонка более или менее сплошная и подстилает наружный эпителий. У других ресничных червей (многие *Rhabdocoela*), у *Trematodes* и *Cestodes* основные концы эпителиальных клеток прободают перепонку и заходят в мышечный слой и паренхиму.

Более рыхлые, сетчатые типы парабласта вряд ли могут быть признаны за опорные элементы. Подобно мезоглее губок и студию медуз (которые тоже являются модификациями парабласта), эти образования представляют то, что можно назвать «заполняющей тканью», и поддерживают тело животного в той же мере, как и мускульная ткань и др. Опорная их функция такова же, как, например, жидкости, заполняющей целомические мешки. По всей вероятности, эта жидкость, заполняющая у *Coelomata* промежутки между внутренними органами, имеет, между прочим, и опорное значение, но это не позволяет нам, однако, относить ее к числу опорных образований.

Хрящевой скелет червей. У очень немногих *Polychaeta*, а именно у *Sabelliformia*, помимо обычных соединительнотканых образований, в жабрах имеется соединительная ткань более плотной консистенции, чрезвычайно сходная с хрящом позвоночных. Этот хрящ состоит из пузырчатых, полигональных клеток и скудного основного вещества (рис. 61). У *Sabella infundibulum* хрящ построен весьма правильно; в каждом жаберном луче он состоит из одного ряда сплюснутых клеток, залегающих в луче, как столбик монет. В этом отношении скелет луча напоминает хорду ланцетника. Наружные стенки клеток одеты более толстым слоем основного вещества, тогда как между клетками его очень мало. У других полихет, например *Spirographis*, *Branchiomma köllikeri*, клетки хряща расположены сложнее, в несколько рядов, но структура их та же. Таким

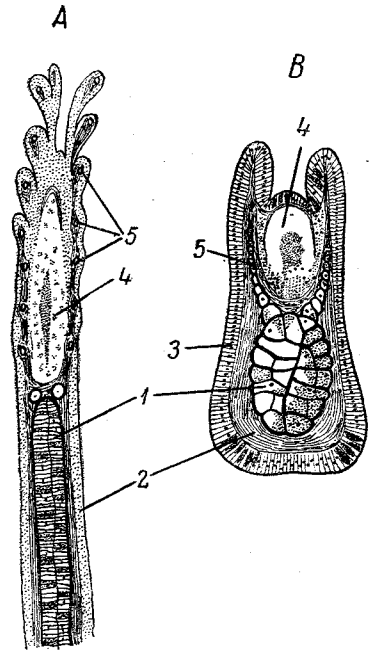


Рис. 61. *Branchiomma köllikeri*. А — продольный; В — поперечный разрез через одну из нитей жаберного щупальца.

1 — клетки хряща; 2 — perichondrium; 3 — наружный эпителий; 4 — кровеносный сосуд; 5 — побочные лучи нити с их хрящевыми клетками.

образом нежные жаберные нити получают надлежащую опору в виде тонких хрящевых осей. Интересно, что хрящевая ткань встречается уже у таких низкоорганизованных представителей животного царства, как *Polychaeta*.

Трубки многощетинковых червей (*Polychaeta*). Хотя трубки сидячих *Polychaeta* не имеют никакой непосредственной связи с телом животного, легко могут быть покидаемы им и не образуют составной части самого организма, следует упомянуть о них, потому что нередко они по функции необычайно походят на настоящий трубчатый скелет многих беспозвоночных (*Mollusca*, *Foraminifera*).

Скелет мшанок (*Bryozoa*). По характеру скелета и по общему виду своих колоний *Bryozoa* напоминают скелет гидроидных колоний. Колонии чаще всего древовидны и состоят из многочисленных особей, основанием своим прикрепленных к колонии. Свободный конец особи с венчиком терминальных щупалец покрыт нежным эпителием и может втягиваться в основную часть животного, эпителий которой выделяет на своей поверхности прочную кутикулярную оболочку. Свободному отделу особи нередко дают особое название *полипида*, тогда как заключенная в скелетный чехол основная часть называется *цистидом*. Иной термин, употребляемый для скелетных футляров мшанок, — *ячейки*.

Химический состав скелета. Стенки ячеек *Bryozoa* всегда имеют хитиноидную основу. Во многих случаях кутикула ячеек целиком состоит из хитиноидного органического вещества — тогда говорят о хитиновых колониях. Однако, по исследованиям Лорренса (1921), нередко даже в колониях, считаемых за хитиновые, присутствует значительное количество углекислой извести (так, у *Flustra foliacea* на 40,5% хитина в составе скелета приходится 59,5% углекислой извести). Кроме того среди морских *Bryozoa* есть много видов, у которых присутствие углекислой извести в скелете видно с первого взгляда, это — известковые колонии. В них углекислая известь составляет до 98% сухого вещества, тогда как на долю хитина приходится лишь около 2% (например *Cellaria*, *Mucronella* и др.). В таких случаях колонии, будучи обработаны слабой соляной кислотой, оставляют после себя лишь легкую дымку хитиноидного вещества. Интересно, что количество углекислой извести в скелете, по наблюдениям того же Лорренса, находится в сильной зависимости от свойств окружающей воды, а кроме того, различное содержание углекислой извести может сильно отражаться на общей форме колонии. Колонии широко распространенных видов, живущие в более или менее опресненной солоноватой воде (которая богаче морской по содержанию солей извести), гораздо более сильно импрегнированы углекислой известью, чем колонии того же вида, взятые из открытого моря. Так, у *Membranipora membranacea* из открытого моря скелет содержит 45% углекислой извести, тогда как солоноватоводные колонии того же вида обнаруживают до 85% углекислой извести. При этом морские колонии являются типичными коркообразными, тогда как солоновато-

водные обнаруживают тенденцию к отставанию от субстрата и к превращению в древовидные. Другой вид, чисто морской *Lepralia foliacea*, тоже встречается в двух формах — коркообразной и древовидной (var. *erecta*). Анализ их скелета показывает, что коркообразная содержит всего 60—65% углекислой извести, тогда как древовидная — 97—98%. Таким образом большее содержание углекислой извести способствует образованию древовидных колоний. Наконец есть третий тип колоний в смысле состава скелета — *студенистые*, которые происходят посредством абсорбирования стенками колонии значительного количества воды. Типичным представителем подобного рода колоний является *Alcyonidium gelatinosum*, скелет которого содержит по Лорренс 5% хитиноидного вещества и 95% воды.

Известь нередко в значительной мере замещается углекислым магнием, причем магний, повидимому, увеличивает прочность скелета; по крайней мере богатые магнием (9—11%) формы среди современных мшанок обладают тонким, изящным скелетом, тогда как более бедные им (0,17—7%) выделяются более массивным скелетом. В последнее время у мшанок констатируется наличие желез.

Форма ячейек, или цистидов мшанок чаще всего мешковидна, переходя при сильном вытягивании ячейки в трубчатую (например многие *Cyclostomida*, рис. 62, А). На свободном конце ячейки имеется отверстие, через которое передняя часть животного с щупальцами, или полипид, втягивается внутрь цистиды. Форма этого отверстия обнаруживает у разных представителей Брюзоа ряд приспособлений, служащих для защиты входа в ячейку. В самых простых случаях (большинство подотряда *Cyclostomida*) отверстие лежит на самом конце ячейки, диаметр его равен попереч-

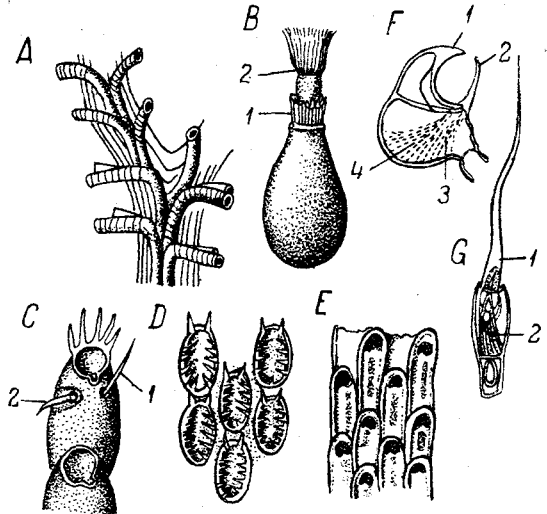


Рис. 62. Скелеты различных Брюзоа. А — *Idmonea atlantica*; В — схема особи мшанки из *Ctenostomid*.

1 — воротничок цистиды; 2 — венчик щупалец.

С — *Schizoporella spinifera*.

1 — вибраккула; 2 — авикулярия.

Д — *Membranipora spinifera*; Е — *Vincularia gothica*; F — схема авикулярии.

1 — неподвижное надклювье; 2 — подвижное подклювье; 3 — мускул-размыкатель; 4 — мускул-замыкатель.

Г — вибраккула *Scrupocellaria scruposa*.

1 — бич; 2 — мышцы (из Догеля).

нику самой ячейки (рис. 62, А), а края лишены каких бы то ни было защитных приспособлений. У подотряда Stenostomida на месте перехода цистид в полипид, т. е. по краю отверстия ячейки, имеется гибкая красивая оторочка, *воротничок* (рис. 62, В), снабженная венчиком щетинок. При втягивании полипида воротничок складывается над отверстием ячейки и тем самым закрывает входное отверстие. Кроме того диаметр отверстия становится уже диаметра остальной ячейки. У некоторых видов (рис. 62, Е) отверстие становится подковообразным вследствие того, что брюшной край его вдается в отверстие в виде защитного язычка, что напоминает собой устройство входа в раковину у корненожек из семейства Miliolidae. Наиболее совершенные защитные приспособления встречаются в подотряде Chilostomida. Прежде всего участок цистид по одной стороне отверстия превращается в подвижно сочлененную с остальным цистидом *крышечку* (operculum), которая захлопывается при помощи пары особых мышц-замыкателей после втягивания полипида. Кроме того у многих Chilostomida (например *Schizoporella*, *Membranipora* и др.) у края отверстия вырастает груша или целый венчик торчащих вперед неподвижных выростов цистид, шипов, которые дополняют защиту входа в ячейку (рис. 62, D). Наконец, защиту как колонии в целом, так и входных отверстий отдельных ячеек у Chilostomida принимают на себя особо модифицированные индивиды — *авикулярии* и *вибракулы*. Авикулярии (рис. 62), как известно, представляют собой редуцированные особи (без щупалец и кишечника), имеющие вид птичьей головы. Надклювье головы образовано неподвижным выростом цистид, тогда как подвижное подклювье образуется за счет крышечки нормальных особей. Раскрывая и захлопывая свой клюв, авикулярии больно щиплют непрошенных посетителей колонии. Авикулярии очень часто отличаются от нормальных особей значительно меньшими размерами и выпочковываются на нормальных особях неподалеку от их входного отверстия, служа для охраны последнего. Такие формы напоминают диморфных гидроидов с карликовыми стрекательными полипами, сидящими у входа в чашечки нормальных гидрантов (*Plumularia*, *Antennularia* и др.). Вибракулы (рис. 62, G) это — те же авикулярии, но без выроста цистид, отвечающего надклювью, тогда как крышечка нормальной особи превращается у них в длинный стегающий по воде бич.

Скелет плеченогих (Brachiopoda). Тело Brachiopoda заключено в двустворчатую раковину, выделяемую наружным эпителием как самого тела, так и двух особых кожных складок (мантийных складок). Напоминая по внешнему виду раковину пластинчатожаберных моллюсков, раковина Brachiopoda имеет на самом деле совершенно иное расположение створок. Створки ее прикрывают тело не с боков, как у Lamellibranchia, но с брюшной и спинной сторон. У каждой створки имеются *боковые* края, *передний*, или *лобный* край, и *задний*, или *замочный* край. К заднему краю обе створки обычно суживаются и образуют коническую, более или менее клювообраз-

ную загнутую *макушку*. Сагиттальная плоскость делит обе створки на симметричные половины. Брюшная створка обычно значительно более выпукла и поместительна, чем спинная.

Обе створки раковины (рис. 63) соединяются между собой при помощи системы мышц, служащих отчасти для замыкания, отчасти для раскрытия раковины, причем для прикрепления мышц у замочного края раковины могут образовываться особые выросты, или апофизы. У древнего отряда *Ecardines* соединение обеих створок этим и ограничивается. У более обширного и нового отряда *Testicardines* к мышцам присоединяется еще так называемый *замок*, т. е. два зубца на замочном крае брюшной створки, которым соответствуют две ямки на спинной створке. Зубцы входят плотно в эти ямки, так что образуется соединение створок по типу шарнира. *Brachiopoda* — прикрепленные животные, причем для прикрепления в громадном большинстве случаев служит соединительнотканый *стебелек*, выходящий наружу в центре замочного края раковины. У *Ecardines* стебелек выходит наружу между *макушками* обеих створок, тогда как у *Testicardines* он врезается в *макушку* брюшной створки и выходит наружу через отверстие (рис. 63, *B*), называемое *дельтирием*. Отверстие не все целиком занято стебельком; краевая часть вырезки остается незанятой и замыкается особыми небольшими скелетными пластинками разного происхождения. В одних случаях, еще у личинок, когда начинают закладываться створки раковины, на зачаточном стебельке появляется третья пластинка — *дельтидий*, которая впоследствии прирастает к брюшной створке, прикрывая собой незанятую стебельком часть *дельтирия*. У подобных форм скелет состоит, следовательно, не из двух, а из трех частей. У других форм, вместо отсутствующего *дельтидия*, отверстие замыкается *двумя* известковыми пластинками, выделяемыми уже на поздних стадиях роста, и притом не эпителием стебелька, а таковым мантии. Эти так называемые *дельтидиальные пластинки* появляются у краев *дельтирия*, потом сходятся к его срединной линии и иногда даже сливаются в одну цельную пластинку — *ложный дельтидий*.

Выходящий из раковины стебелек у некоторых форм (*Lingula*) не прикрепляется к субстрату, но свободно торчит в норке, которую

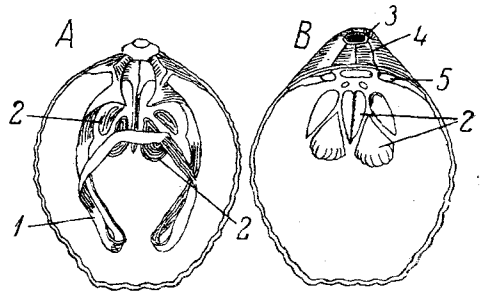


Рис. 63. *A* — спинная створка раковин *Brachiopoda*.

1 — скелет рук; 2 — отпечаток мышц на внутренней стенке раковины.

B — брюшная створка раковин *Brachiopoda*;

2 — отпечатки мышц; 3 — отверстие для выхода стебелька; 4 — пластинки *дельтидия*; 5 — зубы замка.

животное вырывает себе в илистом грунте. У громадного большинства Brachiopoda нижний конец стебелька плотно прирастает к камням, водорослям и т. п. Стебелек состоит из плотной соединительной ткани, одетой снаружи хитиноидной кутикулой.

Наконец среди Brachiopoda имеются немногие представители (*Crania*, *Richthoffenia*), у которых стебельки редуцированы, а прикрепление совершается прямо поверхностью брюшной створки. В таком случае брюшная створка либо развивается до крайности (ископаемые *Richthoffenia*, рис. 64, А) и превращается в высокий бокал, вмещающий все тело животного, спинная же створка превращается в плоскую крышечку, либо изменение идет по иному пути. Так, у *Crania* брюшная створка настолько плотно прирастает к субстрату всей своей поверхностью, что повторяет все его неровности, тогда как спинная прикрывает ее в виде довольно высокого конического колпачка. Кроме того есть случаи, когда прикрепление брюшной створкой и не оказывает изменяющего влияния на форму раковины.

Форма раковины Brachiopoda в большинстве случаев простая: две выпуклые створки, соприкасающиеся по правильной дугообразной линии. Однако для многих видов характерно изгибание лобного края таким образом, что поверхность одной створки образует широкую продольную впадину, или *синус*, а поверхность другой — такое же возвышение, или *седло*. В соответствии с этим и линия соприкосновения обеих створок на лобном крае их образует очень характерный U-образный изгиб. Изредка (например у ископаемой *Rhynchonella quadriplicata*, рис. 64, В) лобный край обеих створок принимает еще более причудливую складчатую форму, а линия соприкосновения створок получает вид зигзага. Подобные изменения сначала простых контуров раковины служат, как нам кажется, для более прочного смыкания створок при их захлопывании. Действительно, у подобных форм боковое давление не может произвести смещения створок друг относительно друга.

Состав и строение раковины. Раковина плеченогих состоит из органической, хитиноидной основы, к которой в большем или меньшем количестве примешивается углекислая известь. У многих Ecardines (*Lingula*, *Discina*) раковина состоит из чередующихся слоев рогового и известкового вещества. У Testicardi-

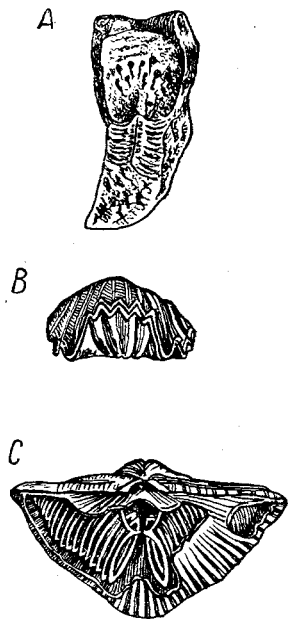


Рис. 64. А — *Richthoffenia*; В — *Rhynchonella quadriplicata* со стороны лобного края; С — вскрытая раковина *Spirifer*, внутри виден спирально закрученный скелет рук.

nes же углекислая известь берет полный перевес над хитиноидным веществом. Под наружной роговой кутикулой располагается тонкий слой параллельных поверхности тела известковых пластинок; самый же глубокий и толстый слой раковины образован многочисленными тонкими известковыми призмами, которые одним концом упираются в предыдущий слой, а другим — в эпителий мантии. По наблюдениям Blochmann (1892), каждая из этих призм выделяется одной из эпителиальных клеток, так что поперечный разрез призмы повторяет собой контуры клетки-образовательницы.

Своеобразной особенностью раковины Brachiopoda являются тонкие каналцы, пронизывающие призмный слой и заканчивающиеся слепо в пластинчатом слое. В эти каналцы заходят продолжения стенок мантии в виде длинных, тонких, многоядерных плазматических сосочков.

Van Bellen (1883), измеряя расстояние между соседними каналцами, нашел его одинаковым как у молодых, так и у старых особей *Waldheimia*, что позволило ему сделать вывод о характере роста их раковины. Раковина Brachiopoda растет не посредством интусусцепции, но лишь при помощи аппозиции новых слоев по ее свободному краю.

У многих брахиопод, помимо раковины, имеется еще своеобразный скелет рук (рис. 65). Ловчим аппаратом Brachiopoda служат два длинные, спирально закрученные выроста тела, усаженные двумя рядами мерцательных щупалец и расположенные несколько дорзально от рта. В вытянутом состоянии эти руки могут далеко высовываться из раковины, в свернутом — они помещаются внутри нее. У примитивных Brachiopoda, а именно у всех Ecardines и у ископаемых Orthacea и Strophomenacea среди Testicardines руки вообще не имели скелета. Когда скелет рук имеется, то он прикреплен к заднему краю спинной створки, где для этой же цели имеются особые невысокие выросты — *круральные основания*. В наиболее простом виде скелет рук представлен у надсемейства Rhynchonellacea, где от круральных оснований отходят сравнительно короткие и прямые палочки — *суга*. Следующий этап эволюции наблюдается у надсемейства Atrypacea. Здесь, во-первых, суга продолжают в две спиральные известковые оси рук, и, во-вторых, между обоими ручными аппаратами устанавливается связь. Эта связь носит характер мясистого мостика, переброшенного между руками, в который у *Spirifer* вдаются особые отростки скелетных осей рук. У *Zygospira* (рис. 65) и других эти отростки спаиваются друг с другом, образуя поперечную скелетную ленту — *jugum*. У надсемейства Rostrospiracea происходит усложнение *jugum*, который дает от себя простые или прихотливо изогнутые отростки. Все эти формы со спирально закрученным ручным скелетом вымирают уже в нижней юре, и остаются, главным образом, Rhynchonellacea и известные уже с силура Terebratulacea. У последних прикрепляющиеся к суга известковые ленты образуют более или менее короткую свободно подвешенную внутри раковины петлю. Здесь отходящие от суга

нисходящие ветви скелета рук или непосредственно сходятся на своем дистальном конце (*Centronella*), или соединяются при помощи поперечного моста, или изгибаются в сторону брюшной створки и направляются назад в виде восходящих ветвей, переходящих друг в друга. Усложнение этого типа ручного скелета может идти и дальше, причем скелет рук может дополнительно прирастать в одном или нескольких местах к спинной створке, вдоль ее сагиттальной линии.

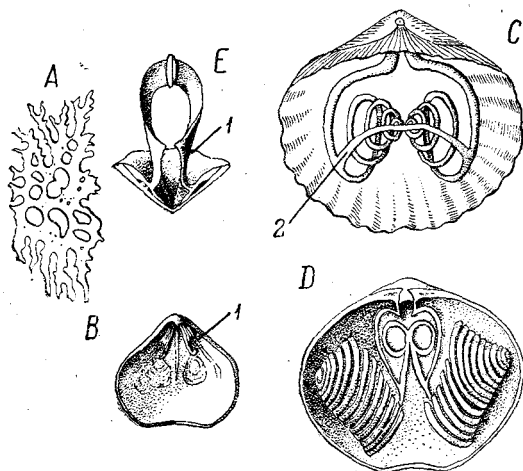


Рис. 65. А — *Terebratulina caput-serpentis*, отдельная известковая пластинка из соединительной ткани рук; В — *Rhynchonella*, внутренний вид спинной створки раковины; С — *Zygospira modesta*, внутренняя сторона спинной створки; D — *Merista herculea*, внутренняя сторона спинной створки; E — *Centronella glansfagea*, ручной аппарат.

1 — scura; 2 — jugum (из Циттеля).

Таким образом ручной скелет Brachiopoda обнаруживает большое разнообразие, изменчивость и имеет важное значение в систематике плеченогих.

Интересно, что у многих Brachiopoda, помимо описанного скелета рук, в подкожном соединительнотканном слое рук залегают микроскопические, причудливо изрезанные и продырявленные известковые пластиночки (рис. 65, А). Они очень напоминают спиккулы губок и кораллов.

Развитие раковины. У только что освещенной на дно личинки Brachiopoda закладывается сначала так называемая эмбриональная раковина, или protegulum Beescher, сильно отличающаяся от

вполне сформированной раковины. Protegulum состоит сначала только из рогового вещества и имеет плоскую, полудунную форму с совершенно прямым (а не заостренным в макушку) замочным краем. Уже несколько позже концентрически прикладывающиеся к protegulum слои известки превращают его в постоянную раковину. Дельтирий сначала отсутствует, так что стебелек даже у Testicardines выходит наружу прямо между замочными краями обеих створок, имеющих вполне одинаковый вид (стадия *Paterina*). Затем, при дальнейшем росте раковины, стебелек вырезает на замочном крае брюшной створки глубокий залив (состояние, сохраняющееся на всю жизнь у некоторых Discinidae). Наконец еще позже стебелек охватывается со всех сторон макушкой брюшной створки, выходя наружу через отверстие в этой последней.

Американский палеонтолог Веечер (1891—1892) показал, что как в отношении формы раковины, так и строения скелета рук онтогенеза современных Brachiopoda представляет удивительный параллелизм с их филогенией. Формы Brachiopoda сравнительно позднего происхождения повторяют в своей онтогенезе шаг за шагом признаки более древних родов и видов, прекрасно иллюстрируя таким образом ряд изменений, испытанных данной формой, прежде чем она достигла современного своего состояния.

СКЕЛЕТ МОЛЛЮСКОВ (Mollusca)

Класс боконервных (Amphineura)

Раковина Placophora, куда принадлежит большая часть и притом исходные формы боконервных, состоит из восьми пластинок, прикрывающих собой спинную сторону животного (рис. 66). Эти пластинки обычно покрывают всю спинную сторону животного, оставляя обнаженной только узкую, краевую «зону» мантии; краевая зона слегка заворачивается на наружные края пластинок. Каждая пластинка состоит из двух обособленных слоев — наружный tegmentum и внутренний articulamentum. Tegmentum состоит преимущественно из хитина и не имеет себе homologов у прочих Mollusca. Он образуется путем наложения на нижний слой раковины кутикулярного вещества, отлагаемого вышеупомянутым заворотом краевой зоны, и представляет собой непосредственное утолщенное продолжение кутикулы этой зоны. Tegmentum пронизан многочисленными каналами, в которых лежат отходящие от краевой зоны органы чувств. Articulamentum состоит из углекислой извести, он сплошной, фарфоровидный и отвечает раковине прочих Mollusca. Оба слоя в большинстве случаев не вполне коэкстенсивны (совпадают они лишь у низших Placophora), а именно articulamentum выдается из-под tegmentum в виде пары боковых выступов — laminae insertionis, прикрытых краевой зоной мантии, и в виде двух передних выступов (кроме самой первой пластины) — laminae suturales. Эти выступы, однако, незаметны сверху, ибо каждая пластинка своим задним краем черепицеобразно налегает на последующую.

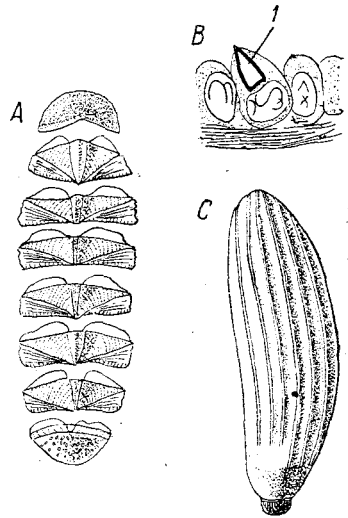


Рис. 66. А — пластинки раковины *Chiton*; В — развитие спикулы (1) у *Proneomenia aglaopheniæ*; С — спинная спикула *Chitonellus* (из Догеля).

У очень многих *Plasophora* раковина подвергается более или менее сильной редукции, причем величина пластин уменьшается, и они прикрывают только середину спинной поверхности, а краевая зона за их счет увеличивается. При дальнейшем уменьшении пластин они могут утрачивать соприкосновение друг с другом (*Chitonellus*). Впрочем иногда такая редукция — более кажущаяся и обуславливается заворачиванием краев мантии на пластинки и обрастанием их, которое у *Cryptochiton* (рис. 67) может вести к полному покрытию раковины.

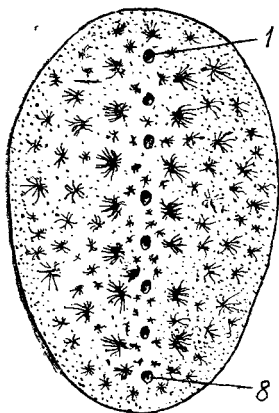


Рис. 67. *Cryptochiton stelleri*, со спинной стороны. В коже спины сидят пучки спикул, по срединной линии расположены восемь (1—8) редуцированных раковинных пластин (из Ланга).

Последний шаг в смысле редукции раковины проделывают *Aplasophora*, у которых восемь пластинок отсутствуют, и мантия просто покрыта толстой хитиновой кутикулой. Однако, по мере развития краевой зоны и сокращения раковины, в периферических частях зоны наблюдаются многочисленные, содержащие углекислую известь, спикулы сложного строения, которые у форм с тонкой кутикулой сидят в ней только своими основаниями, тогда как у форм с мощной хитиновой покрывкой они почти целиком в ней замурованы. Более детальное изучение спикул, которым мы обязаны *Blumrich* и *Woodland*, обнаруживает большое сходство в их образовании со спикулами губок и кишечнополостных. Каждая спикула закладывается внутри одной крупной эпителиальной клетки (рис. 66, В) в виде маленькой продолговатой конкреции углекислой извести. Разрастаясь, спикула выходит за пределы клетки наружу, покаясь на ней теперь только своим основанием, и в таком положении продолжает нарастать дальше. При этом сперва образуется известковый стержень иглы, изящно каннелированный давлением окружающих цилиндрических клеток, и, лишь когда он достигнет предельных размеров, та же клетка выделяет вокруг основания стержня хитиновый бокал. Клетка-образовательница современем вытягивается в тонкую нить.

Такие иглы (рис. 66, С) имеются у *Plasophora* и у *Aplasophora*, причем у последних они представляют единственный рудимент раковины. У *Plasophora* встречаются еще, кроме того, чешуевидные спикулы с широким основанием, которые выделяются не одной, а большим количеством клеток. При сравнении различных *Amphineura* можно установить следующее.

1. Редукция раковины ведет к полному исчезновению *tegumentum*, которые сливаются с остальной кутикулой спины, и к замене (частичной или полной) *articulamentum* спикулами. *Aplasophora* являются производными *Plasophora*, о чем свидетельствует развитие

единственного исследованного в этом смысле их представителя а именно *Muzomenia*. У личинок *Muzomenia* на спине временно образуется семь пластинок (у *Chiton* из *Plасophora* тоже сначала семь, а восьмая — позднее), составленных из плоских тесно сближенных игл. У взрослой же формы мы находим лишь отдельные разбросанные спикулы. Следовательно *Аplасophora* проходят в своем развитии стадию хитонов.

2. Было бы весьма соблазнительным считать раковину *Amphipeuca*, а через них и вообще *Mollusca*, происшедшей за счет слившихся спикул (сравни аналогичные процессы у *Spongia* и *Scyphozoa*). За это, повидимому, говорит и местная замена пластин раковины рассеянными спикулами и строение спинных пластин у личинки *Muzomenia*. Такое мнение нередко и высказывается, хотя вопрос этот вовсе нельзя считать решенным. Точно так же не вполне выяснен вопрос о метамерности раковины *Plасophora*. Повидимому, состав раковины у хитонов из расположенных в один ряд пластин не имеет никакого отношения к метамерии.

Класс пластинчатожаберных (*Lamellibranchia*)

Раковина состоит из двух половин, или створок, правой и левой, соединенных друг с другом по спинному своему краю. Обе створки подстилаются мантийными складками. Однако история развития показывает, что в сущности раковина пластинчатожаберных образована одним куском: у их личинки на спине закладывается сначала одна плоская раковинная пластинка, которая лишь позднее перегибается, как книга, по срединной спинной линии и дает, таким образом, две створки.

Микроскопическое строение раковины *Lamellibranchia* весьма сложно (рис. 68). Наружный эпителий мантийных складок, на долю которого выпадает задача выделения раковины, состоит либо из высоких цилиндрических, либо из местами уплощающихся клеток, в дистальных концах которых нередко наблюдаются крупные и мелкие зерна желтоватого вещества. На плоскостном разрезе контуры клеток этого эпителия часто являются очень неправильными, лапчатыми и т. п. На большей части протяжения раковины эпителий лишь очень рыхло соединен с нею. Только в области вершины, замыкательных мышц и свободного края раковины соединение делается более прочным. По внутреннему краю раковины мантия образует краевой валик, в котором имеются особые краевые мышцы, прикрепляющие мантию к раковине. Самый наружный и вместе с тем самый старый слой всякой раковины образует роговой *periostracum*, или конхиолиновый слой. Слой этот либо прозрачен, либо окрашен в более или менее темный (бурый, темнозеленый) цвет и одевает собой всю раковину до краев. К краю он постепенно утончается, а на самом краю загибается внутрь и, переходя в совсем тонкую пластиночку, вдается в складку краевого валика мантии. Заворот этот получает название «внутреннего *periostracum*». Он важен в том

отношении, что именно эпителий этой складки валика, в которую заходит край заворота, является местом образования periostracum. При этом, по одним авторам (Tullberg, 1882; Stempel, 1900), образование происходит отчасти путем выделения клетками рогового вещества, отчасти путем непосредственного ороговения

наружных частей самих эпителиальных клеток; другие авторы (Ehrenbaum, 1885), Rubbell, 1911) с большим правом признают единственный способ образования periostracum путем выделения.

Толщина periostracum различна, но обычно он очень тонок и на самых старых местах раковины, а именно у вершины, часто постепенно стирается, обнаруживая лежащие под ним слои.

Следующим слоем является призмный слой. Он состоит из массы тесно соприкасающихся известковых призм, чаще поставленных перпендикулярно к поверхности раковины, но нередко и расположенных к ней наклонно. Призмы гораздо многочисленнее у наружной поверхности слоя, у внутренней же число их уменьшается, но зато толщина возрастает. Это происходит оттого, что почти

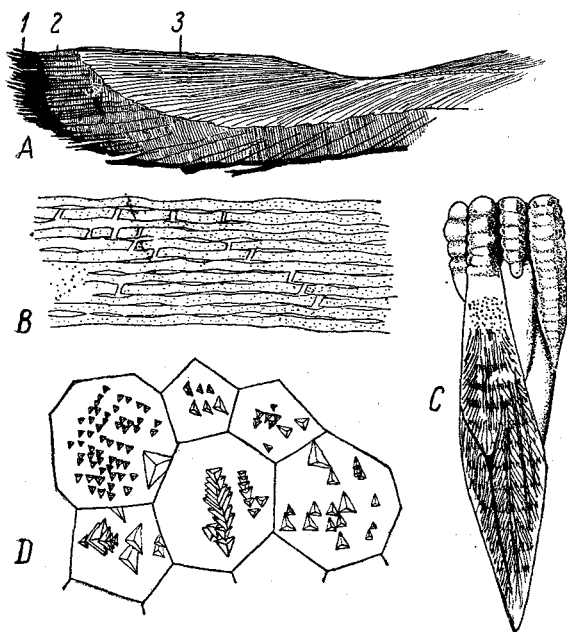


Рис. 68. А — *Margaritana margaritifera*, поперечный шлиф через край створки.

1 — periostracum; 2 — призмный слой; 3 — перламутровый слой.

В — *M. margaritifera*, поперечный шлиф через перламутровый слой; видны узкие полости между пластинками перламутра; С — *Unio sinuatus*, отдельные призмы призмного слоя; D — *Pinna*, поперечный шлиф через призмный слой после вытравливания концентрированной муравьиной кислотой (А и В — по Ремер, С — по Бючли, D — по Эбнеру).

полночная половина призм (рис. 68, С), не достигая внутренней поверхности слоя, выклинивается (*Pinna*, *Meleagrina*). Несмотря на кажущуюся полную кристалличность призм, каждая из них одета сплошным тонким чехликом из органического вещества, которое правильнее всего следует идентифицировать с конхиолином. Футляры призм великолепно сохраняются при осторожном их декальцировании. Наружные концы призм нередко состоят из постепенно уменьшающихся плоских дисков, впаивающихся в вещество наружного

periostracum. Оптические свойства большинства призм (например у *Pinna* на поперечном шлифе в сходящемся поляризованном свете они дают простой темный крест одноосных оптически минералов) и фигуры вытравливания (треугольные фигурки, рис. 68, D) показывают, что каждая призма представляет собой как бы отдельный кристалл известкового шпата. Все эти кристаллы совпадают в смысле направления главной оптической оси, но в направлении побочных не совпадают. Это видно из того, что на поперечных шлифах все треугольники одной призмы расположены параллельно, в разных же призмах они ориентированы разно. Этим объясняется, между прочим, отсутствие излома по плоскостям спайности, который наблюдается в настоящих кристаллах углекислой извести. Несколько иначе держат себя призмы *Unio*, *Anodonta* и др., которые обнаруживают сферитную структуру и как будто состоят из столбика наложенных друг на друга дисковидных сферитов. Такое оптическое различие не должно нас удивлять, если нам станет известным, что призмный слой только что перечисленных форм складывается не из известкового шпата, а из другой разновидности углекислой извести — арагонита.

Развитие призмного слоя может быть различно выражено. Так, у *Pinna* этот слой образует всю толщу раковины; только поблизости замка он подостлан тонким слоем из перламутра. Напротив, у *Margaritana margaritifera* в области замка призмный слой в семь-восемь раз тоньше перламутрового.

Призмный слой обыкновенно не доходит до самого свободного края раковины, где periostracum выдается за него (рис. 68, A).

Третьим, самым глубоким слоем раковины является перламутровый. В общем можно сказать, что этот слой складывается из бесчисленных тончайших пластиночек, расположенных параллельно поверхности раковины. Пластиночки могут быть либо гладкими, либо более или менее гофрированными, причем вогнутости одной приходится против выпуклостей другой соседней пластинки, вследствие чего между соседними пластинками получаются небольшие линзовидные пустоты (рис. 68, B). Наиболее молодые, прилежащие к мантии слои перламутра состоят как бы из микроскопических многоугольных пластиночек, дающих картину плоского эпителия.

Перламутр обладает двояким лучепреломлением и состоит из арагонита.

Итак, мы видели, что periostracum образуется на дне краевой складки и по мере нарастания раковины по свободному краю выдвигается оттуда на наружную поверхность раковины. С образованием все новых количеств periostracum уже отложенные раньше слои как бы оттесняются все дальше и дальше от края раковины.

Призмы закладываются на внутренней поверхности periostracum (*Anodonta* по B i e d e r m a n n) сначала в виде мельчайших округлых дисков, вскоре становящихся концентрически слоистыми. Диски эти нарастают по периферии и в конце концов сталкиваются своими краями; от взаимного давления получается призматическая

форма этих кристаллических отложений. Повидимому процесс образования дисков можно толковать как выкристаллизовывание в коллоидальной среде (которая без этого дает *periostracum*). Любопытно, что первые зачатки призм состоят преимущественно, если не исключительно, из фосфорнокислой извести и лишь позднее обогащаются углекислой известью. Между тем в сформированной раковине фосфорнокислая известь почти абсолютно отсутствует (а зато в мантии составляет 80—85% всей краевой зоны ее). Hartung (1872) и Biedermann (1901—1902) удалось получить образования, аналогичные призмам, из чисто неорганических растворов, а именно из смеси хлористого кальция, углекислого и фосфорнокислого натрия. Это интересно тем, что показывает отсутствие участия клеток

в выработке самой формы призм (если без участия организма происходит то же). Когда призмный слой сформировался, тогда наружным эпителием мантии выделяется перламутр.

Сначала господствовала уверенность в известной специфичности отдельных участков мантии при образовании раковины: эпителий дна краевого валика дает *periostracum*, наружный эпителий края мантии — призмы, вся прочая мантия — перламутр. На самом деле этого нет, и один и тот же участок может многократно менять свою

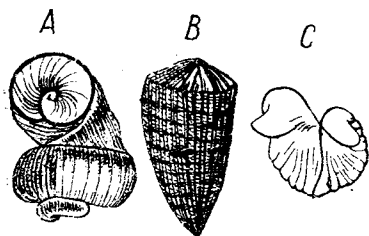


Рис. 69. Раковины ископаемых Lamellibranchia. A — *Requienia ammonia*; B — *Radiolites*; C — *Diceras arietinum*.

функцию. Это можно видеть, например, на «маслянистых пятнах» на внутренней поверхности раковины *Margaritana*, которые состоят из наслоений *periostracum*, хотя и лежат под перламутровым слоем. То же прекрасно видно из опытов по регенерации раковины. При осторожном выламывании участков раковины отверстие через несколько месяцев затягивается слоем *periostracum*, а под ним замечаются и зачаточные стадии образования призм в виде концентрически слоистых кристаллов. Доказательством omnipotentности всего эпителия мантии служит и строение жемчужин, при образовании которых один и тот же эпителиальный мешочек попеременно выделяет то слой перламутра, то слой конхиолина.

Морфология раковины. На раковине различимы спинной, передний, брюшной и задний края. Каждая створка у своего спинного края обычно наиболее выпукла, причем эта выпуклость, представляющая самую начальную часть раковины, называется вершиной (*umbo*), или макушкой. Вершина иногда выдается очень сильно и даже слегка закручивается спирально (*Chama*), так что в крайних случаях каждая створка становится похожей на раковину улитки (*Requienia*, рис. 69). Верхушки могут занимать середину края (случай очень редкий), обыкновенно же лежат ближе к одному из его концов (чаще к переднему). Впереди вершины нередко наблю-

дается сердцевидная обособленная площадка (lunula); соответствующая площадка позади верхушек, менее ясная и реже встречающаяся, называется гербом.

На наружной поверхности раковины имеются параллельные ее краю слои нарастания. Эта поверхность то гладкая, то может нести радиально расположенные ребра. У большинства *Lamellibranchia* обе створки развиты симметрично, однако, есть немало форм с различными, асимметрично развитыми створками. Асимметрия вызывается обыкновенно прикрепленным образом жизни. Прикрепление к субстрату может происходить двумя способами: 1) биссусом, выходящим из отверстия ножной железы и 2) прямо одной из створок при помощи известкового цемента. Соответственно с этим и характер прикрепления бывает двояким: либо *эутетичным* (т. е. брюшной стороной), либо *плевротетичным*, т. е. одной из боковых створон. При плевротетичном прикреплении моллюск прикрепляется одной из створок, которая в связи с этим становится выпуклой и вмещает главную часть тела животного, тогда как другая, верхняя створка становится плоской и принимает форму крышечки. Следует заметить, что асимметричность изредка встречается и у свободных форм, например у *Pecten*.

Плевротетизм, по сравнению с эутетизмом, есть в общем явление вторичное, и первая причина его, по *А n t h o n y* (1912), коренится в самой форме раковины: она легко перекидывается на бок, особенно на твердом субстрате. Плевротетизм влечет за собой много модификаций, из которых на раковине сказывается переход от сагиттальной симметрии к корональной, причем спинная и брюшная стороны моллюска приобретают сходство друг с другом, а боковые становятся различными (сравни камбалы). Кроме того появляется тенденция и к округлению раковины, что объясняется одинаковостью окружающих условий по всем радиальным направлениям (сравни губки, кораллы). Вместе с округлением раковины задний мускул *Monomyaria* передвигается к центру ее, что хорошо видно на ряде *Anomiidae*; *Anomia*, *Carolia*, *Placuna*.

Относительно других изменений раковины, происходящих при адаптации к различным способам жизни, смотри страницу 197.

Способ соединения створок. У немногих видов *Lamellibranchia* (например некоторые виды *Pinna*, *Unio*, *Anodonta*) створки просто срастаются между собой по спинному краю (симфитные раковины). Можно было бы думать, что эти отношения первичны, однако, развитие таких форм показывает, что здесь имеет место позднейшее слияние двух сначала явственно обособленных створок.

Обыкновенно же соединение створок по спинному краю обеспечивается двумя типами образований: 1) *лигаментом* и 2) *замком*.

Лигамент (отсутствует лишь у *Pholadidae* и *Teredinidae*) имеет вид более или менее широкой поперечной ленты, переходящей с одной створки на другую. Лигамент обыкновенно состоит из двух

слоев. Наружный слой — чисто роговой — не эластичен и представляет продолжение общего periostracum, одевающего всю раковину. Невозможность резко отграничить его от periostracum обеих створок служит лучшим доказательством действительного состава раковины *Lamellibranchia* из одного куска, перегнутого по спинной линии. Более глубокий слой (*resilium*) содержит известь и очень эластичен и упруг.

Весь лигамент может быть наружным, если он свободно выглядывает наружу на спине между выпуклостями замкового края, или же внутренним (*Mastra*, *Pecten*), если совершенно скрыт между самыми спинными краями обеих створок, которые в таком случае

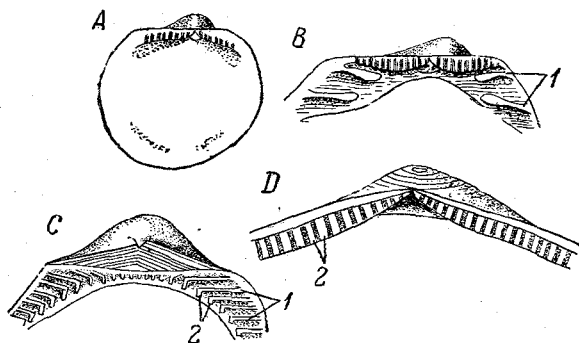


Рис. 70. А — первичная раковина *Lamellibranchia* с первичным замком; В — первичный замок и появляющиеся первичные зубные пластинки (1); С — таксодонтный замок.

1 — зубные пластинки; 2 — концы последних, загнутые перпендикулярно к спинному краю раковины.

Д — таксодонтный замок типа *Arca*, в котором сохраняются лишь вертикальные участки зубных пластинок (2).

обнаруживают два симметричные углубления, служащие для помещения лигамента. В случаях внутреннего лигамента наружный слой его может быть вполне отделен от *resilium*. Иногда лигамент (например у *Perna*) — складчатый и сложен в ряд поперечных валиков, входящих в соответствующие ямки спинного края раковины. При покое, в расправленном состоянии эластического *resilium* обе створки полураскрыты, тогда как при сжатии замы-

кательных мышц *resilium* стискивается между краями створок и стремится вследствие своей эластичности принять прежнюю форму, которая возможна лишь при раскрытой раковине. Таким образом лигамент функционирует в качестве антагониста замыкательных мышц. По некоторым воззрениям, и наружный слой лигамента эластичен и служит тоже для раскрывания раковины, но натяжением, а не давлением.

В редких случаях (*Anodonta*, *Ostrea*, *Perna*, многие виды *Mytilus*) лигамент является единственным органом соединения обеих створок.

У громадного же большинства *Lamellibranchia* к лигаменту присоединяется замок, т. е. соединение створок при помощи особых выступов, зубов одной створки, входящих в соответствующие ямки другой (рис. 70). Имеется ряд различных типов замка, причем данные палеонтологии и эмбриологии позволяют рассматри-

вать этот ряд как серию постепенных усложнений одной первичной исходной формы. Можно думать, что вначале раковина была совсем лишена замка. Далее первичная форма замка носит характер расположенных по всему спинному краю в один ряд прямоугольных зубчиков. Таким первичным замком (*provinculum*) обладает палеозойская группа *Palaeosconcha* (*Vlasta*, *Praeacardium*) и ранние стадии развития раковины (*prodissosconcha*) современных *Lamellibranchia*. Интересно, что нам открывается, повидимому, и самое происхождение такого замка, который тесно связан с вышеупомянутыми радиальными ребрами поверхности раковины. Каждый зубчик представляет собой отщепившееся окончание одного из ребер. Затем постепенно связь с ребрами утрачивается, и зубы, в качестве полезного приспособления, наблюдаются у форм, совершенно не имеющих теперь ребер.

Уже у некоторых *Palaeosconcha* замочный край утолщается, образуя замочную площадку, а некоторые из зубчиков располагаются параллельно замочному краю и вытягиваются в первичные зубные пластинки, из которых развиваются зубы замка всех высших *Lamellibranchia*. Некоторые современные *Lamellibranchia* обладают замком, в котором мелкие зубчики *provinculum* исчезли, но первичные зубные пластинки сохранились в неизменном виде — *дизодонтный замок* (*Avicula*, *Pecten*).

У большинства *Lamellibranchia* из первичных зубных пластинок вырабатывается *гетеродонтный замок*, состоящий из немногих мощных, но разной величины зубов, среди которых на каждой створке различают обычно один средний кардинальный и два продолговатых латеральных (*Cyprina*, *Cardium*, *Unio* и др.).

Таксодонтный замок *Protobranchia* представляет другое изменение первичных зубных пластинок, при котором число их возрастает, и все получающиеся зубы имеют приблизительно одинаковую форму. Каждый зуб чаще изогнут и состоит из горизонтального и вертикального участков (рис. 70, C), но у *Arca* и др. горизонтальные части стираются и остается ряд вертикальных зубчиков (рис. 70), весьма похожих на *provinculum* (*Arca*, *Nucula*, *Pectunculus*), но позднейшего происхождения.

Это два основные типа замка. Гетеродонтные формы дают несколько побочных рядов строения замочного аппарата. Прежде всего они могут варьировать в количестве зубов. Кардинальных может быть два с каждой стороны, а боковые зубы могут исчезать (*Tapes*, *Cytherea*, *Venus*, *Tellina*). Современные беззубые формы получились из *Heterodonta*, утративших все зубы замка. Такая редукция зубов может вести к так называемому *десмодонтному замку*, при котором внутренний лигамент, расположенный между кардинальным и задними латеральными зубами, постепенно совершенно вытесняет зубы. Весь замок (рис. 71, B, C) состоит здесь из связки, расположенной на особой треугольной известковой ложечке, иногда значительно вдающейся из-под макушек внутрь раковины (*Mya*, *Anatina*, *Macra*).

Полную противоположность *Desmodonta* образует группа *Pachyodonta*, у которых зубы замка достигают необычайной мощности. Это сидячие формы, прикрепленные одной створкой (сем. *Chamidae*, сем. *Rudistae*). У *Chama* мы находим в одной створке один, в другой

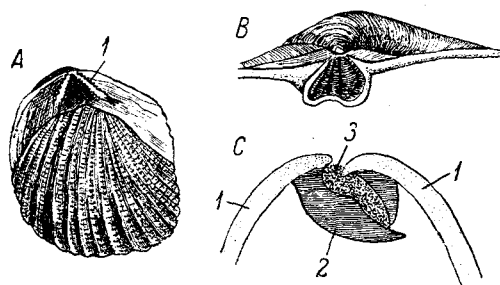


Рис. 71. А — шизодонтный замок *Trigonina*; В — *Mya truncata*, замок левой створки со связочной ложечкой; С — *Mya truncata*, схематический разрез через макушки обеих створок (1), показывающий положение связки (2) между ложечками (3) обеих створок (из Борисьяка).

образует нечто вроде зазубренной по краям буквы V, тогда как у *Spondylus* имеется по два высоких и массивных зуба, глубоко входящих в ямки противоположной створки.

Отпечатки на внутренней стороне створок дают возможность определить положение и наличие ряда внутренних органов, а именно разных мышц, прикрепляющихся своими концами к раковине. Эти места видны как легкие, часто неровные вдавления на перламутре створок. Резче всего видны места прикрепления аддукторов раковины (рис. 72). Их может быть либо два, либо один. Наиболее распространенный и первичный случай — это две одинаково развитые замыкательные мышцы: передняя и задняя (*Dimyaria* *Isomyaria*). У многих *Lamellibranchia*, особенно прикрепляющихся биссусом, передняя мышца постепенно регрессирует (*Modiola*, *Mytilus*) — *Dimyaria* *Anisomyaria*. Наконец у ряда *Lamellibranchia*, особенно у прикрепляющихся одной из створок к субстрату, передняя мышца вполне исчезает (имеется только в молодости), и мы полу-

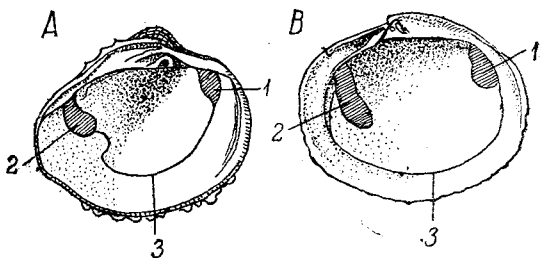


Рис. 72. А — *Cytherea chione*, внутренняя сторона левой створки.

В — *Lucina pennsylvanica*, внутренняя сторона левой створки (из Ланга).

1 — отпечаток передней мышцы; 2 — отпечатки задней мышцы; 3 — мантийная линия.

У многих *Lamellibranchia*, особенно прикрепляющихся биссусом, передняя мышца постепенно регрессирует (*Modiola*, *Mytilus*) — *Dimyaria* *Anisomyaria*. Наконец у ряда *Lamellibranchia*, особенно у прикрепляющихся одной из створок к субстрату, передняя мышца вполне исчезает (имеется только в молодости), и мы полу-

два тупых массивных зуба. У ископаемых *Diceras* зубы достигают громадных размеров. У *Rudistae* (из меловой системы) верхняя плоская створка внедряется огромными зубами в нижнюю.

Наконец укажем еще шизодонтный замок *Trigonina* (рис. 71, А) и изодонтный у *Spondilidae*, где немногие одинаковой величины зубы расположены симметрично по обе стороны от лигаменты. У *Trigonina* совокупность двух зубов каждой створки

чаем формы Monomyaria. Редукция передней мышцы, вызванная сидячим образом жизни, может происходить у различных групп Lamellibranchia, вследствие чего группа Monomyaria является полифилетичной. Преобладание задней мышцы идет рука об руку с перемещением этого мускула к середине раковины — процесс, необходимый для одинаково плотного закрывания раковины на всей периферии, при наличии всего одной мышцы. Иногда у Monomyaria задняя мышца дифференцирована на два участка разного гистологического строения (один своеобразно поперечно исчерчен), что отражается и на отпечатке мышцы (*Pecten*, *Ostrea*). Порой у Lamellibranchia, снабженных сифонами, имеются на брюшном крае еще так называемые «крестовидные мышцы» (*Tellina*, *Donax*, *Solenocurtus*).

У всех Lamellibranchia край мантии по всей периферии прикрепляется к раковине при помощи маленьких мантийных мышц, оставляющих на раковине отпечаток в виде *мантийной линии*. У форм, лишенных сифонов, мантийная линия на всем своем протяжении идет параллельно краю раковины (рис. 72, B). У сифонных форм часть этих мантийных мышц на заднем крае тела специализируется в ретракторы сифонов, чем нарушается симметричность мантийной линии. У таких Lamellibranchia мантийная линия сзади образует более или менее глубокий залив, вызванный присутствием здесь сифонов (рис. 72, A). Залив тем больше, чем сильнее развиты сифоны.

Умение расшифровывать вышеозначенные отпечатки важно тем, что оно позволяет нам проникнуть во внутреннюю организацию многих ископаемых Lamellibranchia, ибо с расположением мышц связано и расположение других внутренних органов.

Класс брюхоногих (Gastropoda)

Ф о р м а р а к о в и н ы. Прежде чем описывать строение раковины Gastropoda, напомним ту картину изменений раковины с ходом их филогении, которую так стройно и красиво набросал L a n g. Исходная форма раковины — это простой конус или шапочка. По мере разрастания внутренностного мешка конус начинает вытягиваться в высоту и принимает вид сахарной головы. Такая раковина при ползании животного естественно попадает в условия неустойчивого равновесия и падает вследствие своего трения об окружающую воду. Отгибанию раковины назад мешает выдающаяся на заднем конце тела нога, а потому раковина падает на одну из сторон (чаще всего налево). Дальнейшее трение раковины при поступательном движении моллюска о воду или о субстрат приводит к закручиванию раковины в спираль и к смещению ее на спину животного.

Спиральная раковина той же вместимости, что коническая, гораздо ниже и потому устойчивее и оказывает меньшее сопротивление при трении об окружающую среду. Насколько для планктонных животных важно увеличение поверхности скелета, т. е. поверхности

трения о воду, настолько же оно невыгодно для ползающих форм. Итак, наиболее распространенная форма — это коническая спираль (турбоспираль), обороты которой находятся в разных плоскостях. От этой общей формы наблюдаются разные отступления и уклонения.

Необходимо указать, что эмбриологические данные B o u t a n, R o b e r t и др. не вполне согласуются с теорией L a n g, ибо закручивание раковины начинается у личинок *Gastropoda* еще в то время, когда они ведут плавающий планктонный образ жизни. Таким образом для согласования с теорией L a n g этих данных приходится допустить перенесение закручивания раковины с ходом филогении на более ранние стадии развития. Кроме

того многие авторы объясняют возникновение асимметрии *Gastropoda* и спирального закручивания их внутренностного мешка другими факторами, не имеющими ничего общего с разрастанием раковины. Однако, говоря о раковине *Gastropoda*, совершенно невозможно обойти молчанием остроумной гипотезы L a n g.

Типичная раковина. Совокупность оборотов раковины образует завиток (spira); завиток (рис. 73) начинается вершиной (apex) и заканчивается устьем. Обороты спирали чаще соприкасаются друг с другом, и наружная линия их соприкосновения есть шов (sutura). По оси раковины обороты ее тоже могут тесно соприкасаться, тогда из слившихся стенок оборотов образуется плотный

столбик (columella, рис. 73, A); но они, особенно у последних оборотов, могут и не соприкасаться, и тогда по оси раковины остается воронкообразное углубление — пупок (umbilicus, рис. 73, B).

З а в и т о к может иметь самую разнообразную форму, в зависимости от характера налегания оборотов спирали друг на друга, тесноты их соприкосновения и т. д. То он очень высок (*Terebra*, рис. 74, C), то сильно понижается (*Natica* рис. 74, B, *Limnaea auricularia*), то, вследствие еще более сильного уплощения спирали, все обороты ложатся в одной плоскости, и получаются формы вроде *Planorbis* и *Polygyratia* (рис. 74, A) с замаскированной вершиной, или разные виды *Conus*. Обыкновенно соседние обороты спирали, налегая друг на друга, лишь отчасти прикрывают друг друга, так что все они видны снаружи — эволютные формы. Но бывают случаи, когда каждый последующий оборот со всех сторон обхватывает собой предыдущие, так что снаружи виден лишь последний самый большой оборот — *Cypraea*. Такие раковины назы-

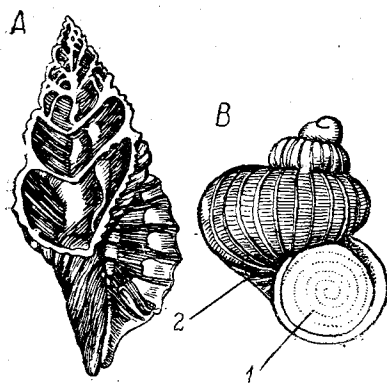


Рис. 73. А — распиленная раковина *Triton corrugatus*; В — *Cyclostoma decussatum*.

1 — operculum; 2 — пупок.

ваются инволютными. Сравнительно редкий случай представляют раковины с более или менее раскрученным завитком, при котором соседние обороты совершенно не соприкасаются друг с другом. Раскручивание может быть иногда очень легким — *Scalaria*. В одних случаях начальные обороты спирали расположены нормально, плотно скручены, и лишь последующие раскручиваются (*Siliquaria*, рис. 74, E, *Cyclosurus*); в других все обороты с начального раскручены (*Cyathopoma*, *Cylindrella*). При этом раскрученный участок сохраняет еще спиральный вид или же может совершенно вытягиваться в неправильные трубки (*Vermetus*, *Magilus*) или даже в прямой цилиндр (*Caecum*).

Направление спирали. У громадного большинства *Gastropoda* спираль закручена вправо, и такие раковины принято называть правовращающими, или декситропными. Узнать декситропную раковину можно, поставив раковину вершиной кверху и устьем к себе. Если при таком положении устье будет находиться направо от завитка, то раковина декситропна, если налево, то спираль закручена в левую сторону и раковина лейотропна. Лейотропность может характеризовать собой либо определенные роды (*Physa*), либо отдельные виды одного рода (*Fulgur*, *Neptunea*, *Ancylus*). Наконец есть примеры, когда один и тот же вид то декситропен, то лейотропен, или же у декситропных видов лейотропные экземпляры встречаются изредка, представляя собой уродство. У декситропных *Gastropoda*, как известно, органы одной стороны тела (жабры, предсердие, осфрадий и др.), а именно первично левой, атрофируются, остаются одни правые. У лейотропных иному закручиванию раковины обыкновенно отвечает и *situs inversus viscerum*, т. е. развиваются органы первично левой стороны. Однако есть влево закрученные раковины (*Limacina*, *Lanistes*), у которых расположение внутренних органов правовращающее.

В чем тут дело?

Эта кажущаяся аномалия была искусно объяснена статьями *Simroth*, *von Ihering* и *Pelseeneer*. В таких случаях раковина в сущности является не лейотропной, а, если можно так выразиться, сверхдекситропной.

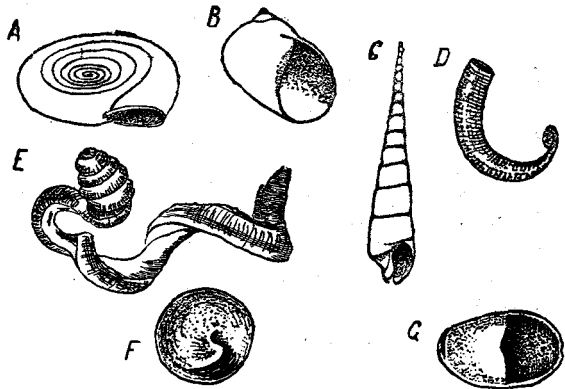


Рис. 74. A — *Polygyratria*; B — *Natica*; C — *Terebra*; D — *Cyclosurus*; E — *Siliquaria*; F — *Galerus chinensis*; G — *Crepidula* (по Кук).

Предположим, что завиток декситропной формы уплощается до степени *Planorbis*, и продолжим этот процесс, толкая завиток все далее книзу, пока он не будет выдаваться по другую сторону устья. Тогда спираль будет как бы вывернута наизнанку (рис. 75), причем раковина примет лейотропный вид, тогда как внутренности сохраняют декситропное положение.

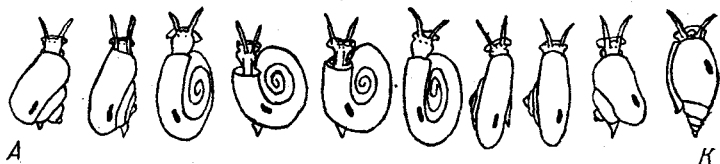


Рис. 75. Переход от левовращающей формы (А) к гиперстрофичной, или сверхлевовращающей (К) (по Пельзнеру).

Порой у *Gastropoda* наблюдается очень интересное явление изменения направления закручивания спирали с ходом развития. У нескольких родов (*Solarium*, *Mathilda*, *Melampus*, *Actaeon*, *Tornatina*, *Pyramidellidae*) эмбриональная часть раковины лейотропна, тогда как позднейшая часть становится декситропной (рис. 76). Это явление носит название *гетерострофии*. И здесь, повидимому, дело идет о ложной лейотропности эмбриональных оборотов. По гипотезе Plate, при быстром нарастании у молодого моллюска новых оборотов начальные еще мало

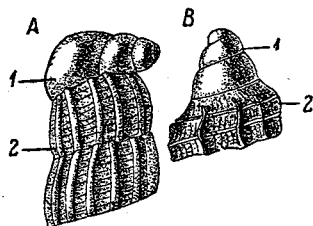


Рис. 76. А — Гетерострофная вершина раковины *Odostomia diptycha*; В — то же у *Murex acanthodes* (по Ватсону).

1 — прозопоконха; 2 — телеоконха.

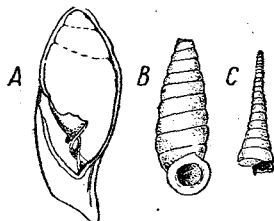


Рис. 77. А — *Auricula judae* с резорбирующимися внутренними частями оборотов спирали; В — обезглавленная (деколлированная) взрослая раковина *Cyliindrella nobilior*; С — целая молодая раковина того же вида (по Кук).

обызвествленные обороты могут иногда выводиться из своего нормального декситропного положения, становиться сначала на ребро, а затем выворачиваться на левую сторону. Раковины с нормальным положением оборотов называются *гомострофными*.

Деколлация. Только что упомянутые начальные обороты раковины (будь они гомо- или гетерострофны) у некоторых представителей *Gastropoda* могут отбрасываться (рис. 77, В, С), причем

предварительно ниже места деколляции выделяется поперечная септа (*Cylindrellidae*: *Cylindrella*, *Eucalodium*, *Rumina decollata*, *Truncatella*, *Cerithidea*). *Caecum* с прямо вытянутой на конце раковинной производит операцию обезглавливания дважды. Деколляция либо происходит сама собой, либо (*Rumina*) животное резко ударяет верхними оборотами спирали о камни, чтобы от них избавиться.

Образование септ (без деколляции) встречается, кроме того, у видов с многочисленными тесными оборотами спирали (где, значит, полость раковины очень длинна — *Triton*, рис. 73, А, участок раковины у ее вершины) или у видов с раскрученной в длинную трубку раковинной (*Vermetus*). Эта операция может повторяться многократно, причем часть раковины, отделенная септами, опустевает и живого тела не содержит. Получается серия днщ или *tabulae*. В других случаях (*Magilus*) освобождаемая животным часть оборотов просто заполняется сплошной массой углекислой извести — параллель с сплошным *depositus basilaris* некоторых кораллов.

Резорбирование частей раковины — интересный процесс, изредка наблюдаемый у *Gastropoda*. Он состоит из полного или частичного резорбирования и растворения внутренних оборотов инволютной раковины или внутренней стороны оборотов у эволютных форм (рис. 77, А). Вследствие этого раковина получает одну общую полость, и внутренностный мешок утрачивает спиральную закрученность. Таковы *Nerita*, *Olivella*, *Cypraea* и почти все *Auriculidae*. Род *Conus* сохраняет обороты, но делает их стенки необычайно тонкими. Следует отметить, что все эти роды обладают весьма толстой раковиной, так что растворение внутренних частей раковины есть результат тенденции животного как можно более утолстить ее наружную стенку.

Упрощение спиральной формы раковины (рис. 78). Есть довольно много *Gastropoda*, у которых раковина имеет вид более или менее билатерально симметричного колпачка, иногда со спирально закрученной верхушкой, иногда же вполне правильного. А priori легко можно было бы думать, что в лице их мы имеем наиболее примитивные формы, близкие к гипотетическим предкам *Gastropoda* с высокой конической раковиной. Однако история развития этих животных повсюду ясно свидетельствует, что раковины их произошли вторичным изменением от спирально закрученных раковин. У *Haliotis* раковина, имея уплощенную форму, ясно сохраняет еще спиральность. У *Emarginula* и *Puncturella* лишь при внимательном рассмотрении видно, что вершина раковины слегка свернута на бок — след происхождения от спиральной. Наконец у *Fissurella*

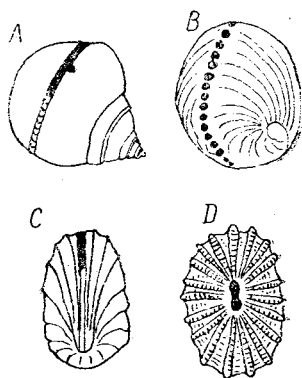


Рис. 78. А — *Pleurotomaria*; В — *Haliotis*; С — *Emarginula*; D — *Fissurella* (по Лангу).

и *Patella* колпаковидная раковина становится вполне билатеральной. Однако даже у этих последних (*Fissurella* по В о u t a n) эмбриональная раковина имеет обычный вид конической спирали, и лишь дальнейший рост ее превращает последний оборот раковины в колпак, а спиральная эмбриональная раковина низводится до степени маленького бугорка на вершине раковины.

То же происходит у семейства Capulidae из Monotocardia, но не так совершенно.

Р е д у к ц и я р а к о в и н ы. До сих пор мы имели дело лишь с упрощением раковины в смысле формы, но все тело было закрыто ею. Сплошь и рядом, однако, у Gastropoda встречаются формы с более или менее атрофированной раковиной, которая может даже вовсе исчезнуть. Что дело идет о вторичном исчезновении имевшейся когда-то раковины, доказывается присутствием нормальной спирально закрученной раковинки у личинок даже таких Gastropoda, которые во взрослом состоянии совсем ее лишены. Редукция раковины может происходить у различных отрядов Gastropoda совершенно независимо. Среди Prosobranchia атрофия имеет место, главным образом, у Heteropoda, среди Pulmonata у наземных слизней, а об Opisthobranchia можно сказать, что большинство их находится на разных стадиях редукции раковины. В общем процесс исчезания раковины проходит через следующие этапы:

- 1) раковина нормальна (*Atlanta*, *Helix*, *Actaeon*);
- 2) раковина вполне нормальна, но недостаточно поместительна для всего тела (*Aplustrum*);
- 3) раковина либо нормальна, либо становится колпачком; боковые края мантии более или менее заворачиваются и прикрывают ее (*Cypraea*, *Carinaria*, *Amphipeplea*, *Pyrula*, *Scaphander*);
- 4) раковина превращается в пластинку, иногда со следами спиральной закрученности (*Dolabella*); пластинка скрыта под сросшимися краями мантии, либо сообщаясь каналом с внешней средой (*Philine*, *Aplysia*), либо становясь совсем внутренней (*Limax*);
- 5) раковина исчезает; на ее месте в спинных покровах имеются отдельные известковые тельца (*Pleurobranchidae* и *Doridomorpha*, *Arion*);
- 6) никаких следов раковины, моллюск становится совсем голым (*Pterotrachea*, *Phylliroë*).

Вместе со своим превращением в пластинку раковина обыкновенно утончается и беднеет известью. Причины, вызывающие редукцию раковины, вполне ясны лишь в некоторых случаях. Так, понятно исчезновение раковины у многих плавающих форм, где выгода от раковины в смысле защиты тела перевешивается невыгодами, происходящими вследствие значительной тяжести раковины (Heteropoda, Pteropoda). Понятно также атрофирование раковины у некоторых эндопаразитических Gastropoda. Но чем вызывается атрофия у большинства Opisthobranchia — на это ответить трудно.

Ф о р м а у с т ь я довольно сильно варьирует. Устье окаймлено с одной стороны наружной, с другой — внутренней губой, при-

легающей к завитку. Там, где последний оборот спирали прикладывается вплотную к предпоследнему, форма отверстия чаще всего овальная; там же, где конец раковины раскручен (*Vermetus*), оно может становиться округлым.

Устье это — наиболее доступная для нападения точка моллюска, в связи с чем у многих *Gastropoda* вырабатываются известные защитные приспособления. У большинства *Prosobranchia* таким приспособлением служит известковая крышечка (*operculum*, рис. 73, В), выделяемая эпителием спинной стороны задней части ноги и при втягивании животного внутрь раковины замыкающая вплотную устье. Обыкновенно размер *operculum* отвечает диаметру отверстия, однако есть формы с весьма широким устьем, *operculum* которых очень мал и явно не отвечает своему назначению (*Conus*, *Strombus*, *Bullia*). При колпаковидной раковине, наконец, *operculum* исчезает совершенно (*Haliotis*, *Patella* и др.).

Некоторые авторы пытались приравнивать *operculum* второй створке *Lamellibranchia*, но неправильно, ибо он выделяется не мантией, а ногой.

У *Strombus* и *Conus* *operculum* вытянут в узкую ленту. У *Pulmonata* и *Opisthobranchia* *operculum* отсутствует.

К средствам защиты, не касающимся устья, относятся длинные шипы, усеивающие поверхность раковины у *Murex* (рис. 112, А) и др. Очень интересен род *Xenophora*, приклеивающий к поверхности раковины различные посторонние предметы: камешки, или конические, игловидные раковины других *Gastropoda*. Это свойство может служить ему отчасти в качестве покровительственной окраски, отчасти прямой защитой против проглатывания рыбами и т. п.

Микроскопическое строение раковины довольно сильно разнится от такового у *Lamellibranchia*. Во-первых, раковина *Gastropoda* весьма бедна органическим веществом, так что *periostracum* крайне тонок, а иногда, повидимому, может и отсутствовать. Только у некоторых форм, например *Tritonium*, толстый *periostracum* вытягивается в множество острых щетинок, или шипов. Далее, остальная масса отвечает по виду призматическому слою — это фарфоровый слой, а перламутрового слоя нередко нет вовсе. Зато фарфоровый слой может подразделяться на три: наружный, средний и внутренний. Все эти три слоя сконструированы одинаково и отличаются лишь расположением составных элементов. А именно, каждый слой состоит из множества тонких известковых пластинок, поставленных на ребро по отношению к поверхности раковины и параллельных друг другу, как страницы книги (рис. 79, В). В наружном и внутреннем слоях пластинки расположены перпендикулярно к свободному краю раковины, тогда как в среднем слое — параллельно краю раковины, совпадая с направлением линий прироста. Каждая отдельная пластинка в свою очередь слагается из массы тончайших известковых волокон, направления которых в двух соседних пластинках пересекаются под прямым углом. По отношению к поверхности

раковины волокна лежат под углом в 45° . Из данного описания видно, какой необычайной сложности строения достигает фарфоровый слой у *Gastropoda*.

Влияние на раковину состава окружающей среды. Сильное влияние окружающей среды на рост и состав раковины неизбежно ввиду того, что углекислая известь, образующая раковину, получается животным исключительно из внешней среды, а именно из заглатываемой им воды и пищи. Известно,

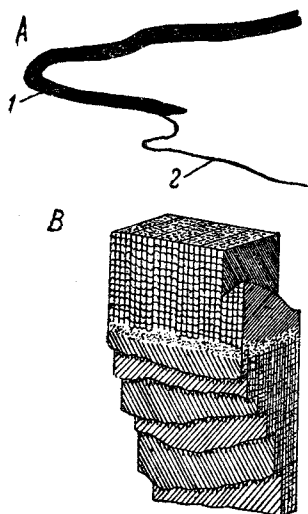


Рис. 79. А — схематичный поперечный разрез через край раковины и мантии. 1 — внутренний periostracum; 2 — закраина мантии.

В — схема строения фарфорового слоя *Gastropoda* (из Догеля).

что брюхоногие, нуждаясь в углекислой извести, охотно грызут известняковые горные породы или даже раковины своих собратьев (*Limnaea peregra*). С другой стороны, прудовики (*Limnaea stagnalis*), с юности вскормленные растениями, лишены углекислой извести, образуют чисто хитиноидную, тонкую и лишенную извести раковину.

Углекислая известь пищи поступает сначала в кровь моллюсков и уже оттуда доставляется покровам для выделения раковины.

Относительно вариаций количества углекислой извести в раковинах одного и того же вида моллюсков Pelseener (1921) приводит следующую сводку данных.

1. У наземных *Pulmonata* и абсолютное и процентное содержание углекислой извести в раковине варьирует в зависимости от состава почвы, на которой они обитают. Так, у *Helix* абсолютный вес раковины особей, взятых с известнякового грунта, может в восемь раз превышать вес такой же величины раковин с песчанистого грунта. Точно так же у *Helix arbustorum* раковины, собранные на известняковом грунте, содержат до 94,75% углекислой

извести, тогда как раковины с песчанистой почвы содержат всего 93% углекислой извести по Dehring.

2. Аналогичные сведения имеются и относительно пресноводных *Lamellibranchia*. Так, *Anodonta*, по данным March, в богатых известью водах образуют толстостенную разновидность *incrassata*; с другой стороны, *Unio complanatus* в пруде, расположенном на гранитной почве, обладает «гибкой» раковиной с конхиолиновым слоем вдвое большей толщины, чем у нормальных раковин (Reesch).

3. Наконец в 1921 г. Lörrens нашел, что раковины *Gastropoda* (*Littorina*, *Natica*) и *Lamellibranchia* (*Scrobicularia*, *Mytilus*) богаче известью в солоноватых водах, чем в настоящей морской воде. Эти экспериментальные данные хорошо согласуются с большим богат-

ством солоноватых вод известью, а также с тем обстоятельством, что углекислая известь значительно легче растворяется в пресной воде, чем в морской (растворимость ее в пресной воде приблизительно в три раза больше).

Развитие раковины *Gastropoda*: эмбриональная и дефинитивная раковины. Не касаясь подробно развития раковины, напомним лишь, что первый зачаток ее возникает в виде тонкой пластинки конхиолина на спинной стороне личинки, на дне особого впячивания покровов, или раковинной железы. Затем иногда очень быстро (*Trochus*), иногда по истечении некоторого промежутка времени этот конхиолиновый зачаток подстилается слоями углекислой извести. Весьма интересно то обстоятельство, что первые, начальные обороты завитка нередко имеют иной вид и расположение, чем остальной завиток. Вследствие этого в таких случаях верхушка раковины резко разнится от завитка. Наиболее резкий случай подобного отличия нами уже упоминался и заключается в *гетерострофии* верхушки, когда она закручена в противоположном направлении, чем остальной завиток (*Mathilda*, *Solarium peraentum*). Менее резким является отличие, когда верхушка *аллоistroфна* по отношению к остальной части раковины, т. е. когда обороты верхушки закручены в ту же сторону, как и остальная раковина, но крутизна спирали у нее иная: спираль либо более крутая, либо более пологая (*Cypraeidae*). В других случаях верхушка отличается особой скульптурой поверхности (*Cerithiopsis*). Наконец у *Dolium* обороты верхушки вполне постепенно переходят в таковые остальной раковины, но отличаются от последних своей значительно более темной окраской.

Simroth (1907) объясняет указанные различия разным образом жизни личинок и взрослых стадий *Gastropoda*. Личинки большинства морских *Gastropoda* ведут свободноплавающий, планктонный образ жизни, — и этому периоду их существования отвечает образование первых оборотов раковины, которые *Simroth* именует личиночной раковинкой, или *прозопоконхой*. Затем личинка опускается на дно, переходит к ползающему образу жизни и попадает в совершенно новые условия существования. С этим ползающим образом жизни связано образование остальной части завитка, которую *Simroth* называет *телеоконхой*. Это — дефинитивная раковина *Gastropoda*. Объяснение *Simroth* звучит правдоподобно, хотя иногда разница между верхушкой раковины и остальным завитком наблюдается и у *Gastropoda*, которые в течение всей жизни остаются свободноплавающими (*Carinaria*, *Janthina*).

Класс головоногих (Cephalopoda)

Строение раковины современных Cephalopoda не может быть хорошо понято без знания раковины ископаемых Nautiloidea и Ammonoidea, а также их единственного дожившего до настоящей эпохи представителя — *Nautilus*.

Строение раковины *Nautilus*. Раковина *Nautilus* (рис. 80, В) имеет вид закрученной в одной плоскости спирали, причем закручивание происходит на спинную сторону — экзогастрическое. Самая любопытная черта раковины — отсутствие в ней поперечных перегородок, делящих ее полость на камеры. Камеры постепенно увеличиваются по мере приближения к устью. Животное занимает лишь последнюю, жилую камеру, остальные же пусты и заполнены газом. Однако через все камеры проходит мясистый отросток задней стенки тела животного, окруженный известковой трубкой — это сифон. Физиологическое значение сифона до сих пор

не выяснено. При таком положении животного в раковине очевидно, что новые камеры образуются периодически, так что чем ближе камера к устью, тем более недавнего она происхождения. Самая внутренняя камера является и самой старой. Однако у *Nautilus* эта камера все же не есть самая ранняя. Судя по присутствию на ее задней стенке рубца, затянутого известью, животное сначала обладает так называемой эмбриональной раковиной, вероятно очень нежной, не обызвествленной. После образования первой камеры, definitiva раковины, в которую переходит животное, эмбриональная камера

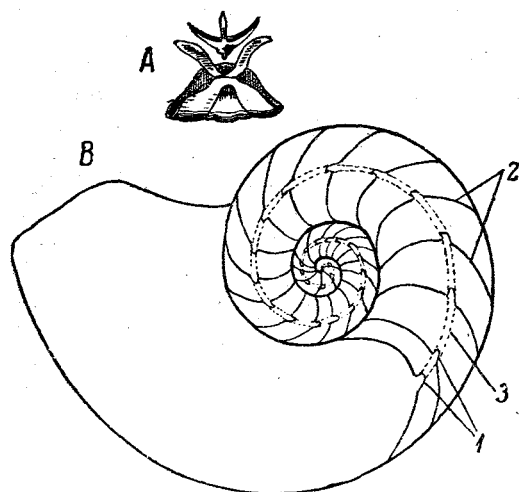


Рис. 80. А — внутренний хрящевой скелет головного отдела *Nautilus*; В — схема строения раковины *Nautilus* в сагиттальном разрезе.

1 — отверстия в септах; 2 — септа; 3 — намеченный пунктиром сифон (из Догеля).

отваливается, а получившееся отверстие зарубцовывается. Перегородки между камерами по своей периферии прирастают к стенкам раковины. Эти линии прирастания становятся ясно заметными при снятии фарфорового слоя раковины и получают наименование швов. Этот шов может быть или прямым или более или менее волнистым. Шовная линия имеет очень важное значение в систематике вымерших Cephalopoda.

Исторический ход развития раковины. Корни класса Cephalopoda тянутся в глубокой древности. Представители несомненных Cephalopoda встречаются уже с кембрийских и нижнесилурийских отложений. В то время единственными представителями данного класса являются Tetrabranchiata из отряда Nautiloidea, семейства Orthoceratidae (рис. 81, А). Эти древнейшие Cephalopoda имеют следующие общие между собой черты: раковина их

обыкновенно вытянута в прямую коническую трубку, а сифон большей частью очень широк, достигая иногда почти половины диаметра раковины (*Endoceras*, *Actinoceras*). Отсюда мы можем вывести заключение, что сначала у Cephalopoda сифон вмещал не только тоненький вырост полости тела, но, вероятно, содержал в себе значительную часть внутренностей животного.

Большинство современных авторов полагает, что эти выпрямленные, ортоцератического типа раковины принадлежали животным, плававшим неподалеку от дна в наклонном положении, т. е. головой несколько книзу; газ, заполнявший камеры, вызывал поднятие заднего конца тела. Против ползающего образа жизни говорит отсутствие изнашивания брюшной стороны раковины, которое должно бы быть видно вследствие стирания раковины о дно. Принимавшийся ранее для ортоцератитов прикрепленный (задним концом раковины) образ жизни хорошо опровергается наличием на одной (спинной) длинной стороне трубковидной раковины у ряда ортоцератитов следов рисунка, — значит раковина их имела горизонтальное положение, ибо пигмент сильнее развивается у животных на стороне тела, обращенной к свету.

Однако уже среди ортоцератитов некоторые формы имеют относительно узкую сифональную трубку, напоминающую сифон *Nautilus*. В то же время уже с нижнего силура начинают попадаться слегка изогнутые в дорзальном направлении формы, вроде *Cyrtoceras*, *Phragmoceras* (рис. 81, В) и др., составляющие переход к спирально закрученным

наутилидам из ряда семейств. D u n b a r (1924) видит главную выгоду экзогастрического загибания раковин в перенесении центра тяжести животного ближе к переднему концу тела. Когда закручивание становится полным, как у *Gyroceras*, нормальное положение животного при плавании таково, что продольная ось тела (не раковины) животного лежит горизонтально. Вряд ли может быть сомнение в том, что все спирально закрученные в одной плоскости ископаемые Cephalopoda вели плавающий образ жизни. В пользу этого говорит прежде всего билатеральная симметрия их раковины, каковая обнаруживается и раковинами всех плавающих Gastropoda (*Atlanta*, Pteropoda); напротив, у ползающих Gastropoda раковина в громадном большинстве случаев носит турбоспиральный

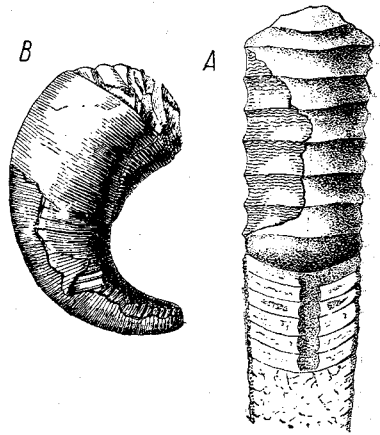


Рис. 81. А — часть конической раковины *Orthoceras* (*Dawsonoceras*) *annulatum*; в верхнем участке виден слепок раковины, в нижнем — ее продольный шлиф, на котором выступают поперечные перегородки между камерами и трубчатый сифон; В — *Protophragmoceras murchisoni* (из Ц и т е л я).

характер, а у немногих ползающих *Gastropoda* с планоспиральной раковиной (*Planorbis* и родичи) раковина все же асимметрична. Другим доказательством плавающего образа жизни ископаемых головоногих служит (особенно у *Ammonoidea*) тонкость стенок, а соответственно с этим и очевидная легкость их раковины, присутствие на ней полых выростов и шипов, увеличивающих поверхность трения о воду, и некоторые другие признаки.

Раковины *гироцераконового типа* уже сильно спирально закручены, но обороты спирали еще не соприкасаются, у большинства же *Nautiloidea* они не только соприкасаются, но и прижимаются друг к другу (*Ophioceras*) или даже обхватывают собой предыдущие обороты с боков (объемлющие обороты) — *Nautilus*. Интересно, что у ряда *Nautiloidea* наблюдается и обратный процесс раскручивания и выпрямления спирали (*Ophidioceras*, *Lituites*). Направление эволюции раковины можно, однако, в таких случаях установить: при процессе закручивания раковины наиболее рыхло скручены начальные обороты, тогда как к последней, самой крупной камере обороты прилегают друг к другу все теснее, и спираль скручивается все туже. Наоборот, при процессе раскручивания наиболее долго сохраняют закрученность именно начальные обороты, тогда как остальная часть раковины может раскручиваться, как палка (*Lituites*). Эти данные приводятся наряду с многими другими известным палеонтологом Dollo в подтверждение выставленного им закона о неповторяемости процесса эволюции. Наконец отметим, что изредка раковины *Nautiloidea* скручиваются в коническую спираль (турбоспираль), весьма напоминая собой типичные раковины *Gastropoda*. Таков, например, род *Trochoceras*. Для улиткообразно скрученных ископаемых *Cephalopoda* принимается, как для *Gastropoda*, бентонический, ползающий образ жизни. *Nautiloidea* — типичные палеозойские формы; сравнительно немногие из них заходят в мезозой, и только *Nautilus* с каменноугольного периода сохранился до настоящего времени.

В нижнем силуре имелось 50% прямых раковин, менее 15% вполне закрученных и вовсе не было наутилообразно обхватывающих (так называемого наутиликонового типа). В девоне при 50% прямых раковин было 25% вполне закрученных и в том числе несколько наутиликоновых. В каменноугольном периоде процент прямых раковин понизился до 20, а процент вполне закрученных возрос до 70; наконец к триасу прямые раковины совсем исчезают.

Ближайшими родичами *Nautiloidea* следует считать вымерших без остатка *Ammonoidea*, относительно строения раковины которых мы за недостатком места ограничимся лишь несколькими словами. По общему характеру раковины *Ammonoidea* необычайно напоминают наутилид. Раковина их наружная, поделена перегородками на камеры и снабжена сифоном. Кроме того эта раковина испытывает с ходом времен длинный ряд изменений, аналогичных тем, которые были уже описаны для *Nautiloidea*. От прямых, трубчатых форм девонской эпохи (*Bactrites*) мы переходим к наиболее распро-

страненным раковинам в виде спирали, закрученной в одной плоскости, а этот основной тип раковины может иногда вновь переходить в прямой посредством раскручивания или же сменяться раковиной, свернутой в коническую спираль (*Turritiles*, *Cochloceras*, рис. 83, А). Несмотря на столь большое сходство с *Nautiloidea*, раковины аммонитов обладают двумя очень характерными отличительными признаками. Во-первых, эмбриональная камера у них никогда не отпадает от остального завитка, а в соответствии с этим завиток лишен того концевого «рубца», который всегда обозначает собой место отпадения эмбриональной камеры у *Nautiloidea*. Во-вторых, у *Ammonoidea* линия, по которой перегородки прирастают к стенке раковины, имеет необычайно сложный ход. Эта так называемая шовная линия у *Nautiloidea* обхватывает раковину в виде простого, лишь слегка изгибающегося круга. У *Ammonoidea* такой характер шовной линии сохраняется только на первой перегородке их наиболее древних представителей. Все прочие перегородки образуют своей шовной линией многочисленные и, большей частью, очень сложные изгибы, причем тем из них, которые направлены назад, дают название *лопастей*, тогда как изгибы, направленные вперед, принято называть *седлами*.

Сифон аммонитов имеет всегда характер тонкой трубки, приближенной обыкновенно к брюшной стенке раковины. Наружная скульптура раковины аммонитов сплошь и рядом гораздо сложнее и богаче, чем у наutilus. Отпечатки мышц, сохраняющиеся на внутренней поверхности жилой камеры, расположены так же, как и у *Nautiloidea*. Несомненное большое сходство в скелетных образованиях заставляет многих исследователей относить обе рассмотренные группы к одному подклассу *Tetrabranchiata*. Другие охотнее сближают аммонитов с современными *Cephalopoda*, которые принадлежат ко второму подклассу — двужаберных, или *Dibranchiata*. Спор этот нельзя считать решенным, да и вряд ли удастся его решить без помощи каких-нибудь исключительно удачных находок отпечатков *Ammonoidea*, на которых сохранились бы следы строения их мягких частей.

У несомненных представителей подкласса *Dibranchiata*, куда, кроме ископаемых, относятся и все современные *Cephalopoda*, раковина всегда имеет более или менее рудиментарный характер.

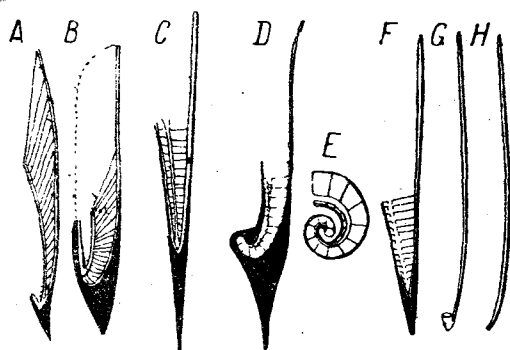


Рис. 82. Схемы строения раковин различных *Cephalopoda* в сагиттальном разрезе. А — *Sepia*; В — *Belosepia*; С — *Belemnites*; D — *Spirulirostra*; E — *Spirula*; F — *Ostracoteuthis*; G — *Ommastrephes*; H — *Loligopsis* (из Ланга)

Понимание строения их раковины очень облегчается изучением скелета вымерших двужаберных, особенно же группы *Belemnitidae*. Как исходную форму, от которой очень удобно производятся другие формы раковин *Dibranchiata*, можно взять род *Belemnites*. Раковина (рис. 82, C) напоминает выпрямленную раковину аммонитов, но с очень простой шовной линией перегородок. Раковина коническая, обладает узким, приближенным к брюшному краю раковины сифоном и сильно сближенными перегородками, так что камеры являются большей частью очень узкими. Спинной край передней, жилой камеры вытягивается впереди в тонкий широкий, листовидный отросток — *proostracum*; самый конус раковины,

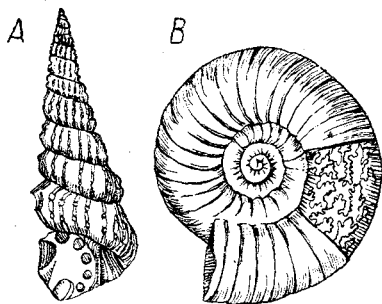


Рис. 83. A — *Turrilites catenulatus*; B — *Ammonites (Parkinsonia) parkinsoni*; на одном участке раковины нанесены сложные шовные линии перегородок (по Рук).

состоящий из камер, называют фрагмоконом (*phragmoscon*). Описанная до сих пор часть раковины *Belemnitidae* соответствует всей раковине аммонитов и прочих моллюсков. Но, кроме того, к раковине белемнитов принадлежит еще массивный конический известковый футляр, одевающий собой фрагмокон снаружи и выдающийся назад в виде длинного острия. Это *rostrum*. Эта часть лучше всего сохраняется в ископаемом состоянии и получила по-русски название «чортовых пальцев». Это образование имеет иное происхождение, чем остальная раковина, и не находит себе параллели у большинства других моллюсков. Дело в том, что у *Belemnites* во взрослом

состоянии раковина, несомненно, была внутренней, как у современных головоногих, вследствие обрастания раковины особыми краевыми заворотами мантии, которые затем срастаются друг с другом по срединной спинной линии и смыкаются над раковиной. При этом *rostrum*, судя по наблюдениям над современными *Cephalopoda*, образуется вторично за счет эпителия завернувшихся краев мантии, накладываясь снаружи на фрагмокон. Таким образом единственно, с чем можно сравнить *rostrum* головоногих, так это с наружным слоем (*tegumentum*) раковины *Amphineura*, который формируется аналогичным образом. Итак, *rostrum* представляет совершенно особый и новый компонент раковины *Cephalopoda*, возникающий впервые в среде белемнитов.

В третичном периоде *Belemnitidae* уступают место другим формам, причем намечается два разных направления в их изменении. Один ряд представителей обнаруживает как бы возвращение к формам предков. Фрагмокон снова закручивается, но не на спинную сторону (экзогастрически), как у наутилид и аммонитов, а на брюшную (эндогастрически), например миоценовая *Spirulirostra* (рис. 82, D).

Далее редуцируются дополнительные части раковины (proostracum, rostrum) и остается лишь первичный фрагмокон, т. е. гомолог раковины Tetrabranchiata. Такое строение имеет раковина интересной глубоководной планктонной формы *Spirula* (рис. 82, E), которая известна, к сожалению, по очень небольшому числу неповрежденных экземпляров. Нежная раковина этого головоногого занимает лишь небольшую часть животного, помещаясь в задней части туловища. Раковина *Spirula* является целиком внутренней.

Другой ряд изменений ведет через третичных Belopteridae, у которых раковина остается более или менее выпрямленной, но тоже происходит постепенное редуцирование rostrum; последний низводится в конце концов до степени зубовидного выроста заднего конца раковины. Далее у некоторых форм сифон расширяется настолько, что вытесняет совершенно перегородки на брюшной стороне фрагмокона, да и сама брюшная стенка фрагмокона редуцируется, сохраняясь лишь в заднем его конце (*Belosepia* из эоцена, рис. 82, B). Перегородки спинной половины фрагмокона еще теснее сближены, чем у *Belemnites*. Такие формы приводят нас к раковине современного рода *Sepia* (рис. 82, A и 84). Раковина *Sepia* — целиком внутренняя и помещается на спинной стороне туловища, будучи совершенно покрыта мантией. Раковина состоит прежде всего из широкой листовидной пластинки, занимающей спинную ее сторону; это хорошо развитой proostracum. Снизу, т. е. с брюшной стороны пластинка подстилается сильно скошенными спереди рогово-известковыми перегородками спинной половины фрагмокона (брюшная половина его почти вполне исчезла). Перегородки чрезвычайно тесно сближены, так что даже промежутки между ними, соответствующие камерам фрагмокона белемнитов, в значительной мере заполняются известью, в виде перпендикулярных к поверхности перегородок столбиков. Вследствие заполнения камер известью вся эта часть раковины принимает вид слоистой и пористой (остатки воздуха в незаполненных частях камер) толстой известковой пластинки. Самый задний конец фрагмокона сохраняет не только спинную, но и брюшную свою стенку, образуя маленькую вороночку; полость воронки представляет собой сохранившийся задний участок сифона. Наконец от заднего полюса фрагмокона выдается кзади небольшой

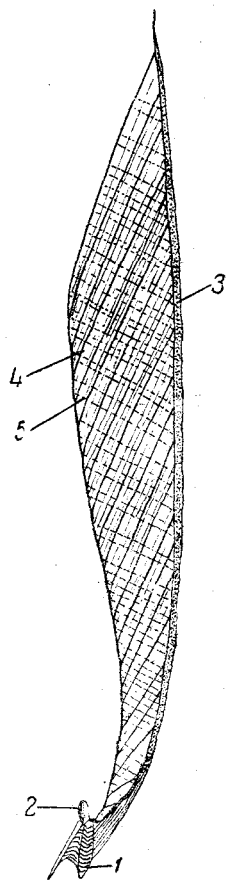


Рис. 84. Сагиттальный шлиф через раковину *Sepia*.

1 — rostrum; 2 — брюшной край сифона; 3 — спинной шиток раковины; 4 — септы; 5 — известковые перекладины между септами (по А. П. Пелефу).

известковый зубец, или шип, это — все, что осталось от столь массивного у белемнитов *rostrum*. У других десятиногих *Dibranchiata*, а именно *Oigorsida*, раковина утрачивает имеющиеся в ней у *Sepia* отложения углекислой извести. При этом у *Ommastrephes* сохраняется еще упомянутая вороночка фрагмокона (рис. 82, *G*), тогда как у других от всей раковины сохраняется только тонкая роговая пластинка (так называемый *gladius*, рис. 82, *H*); у некоторых *Myorsida* эта пластинка уменьшается в размерах, занимая лишь переднюю часть туловища (*Loliginidae*); у рода *Idiosepius* она почти исчезла, а у *Stoloteuthis* и некоторых других, а также у всех *Octopoda* от раковины сохраняются лишь отдельные хитиновые лоскутья, или она исчезает без остатка.

Раковина Argonauta. Совершенно особого рода образование представляет собой раковина *Argonauta*. Она встречается только у самок и служит, главным образом, для вынашивания яиц. Это наружная очень тонкостенная спирально закрученная на спину (экзогастрически) раковина, которая нигде вплотную не прилегает к телу. Она образуется лишь на десятый-двенадцатый день после рождения и выделяется не спинной «раковинной железой», а эпителием пары расширенных спинных рук, т. е. частью поверхности ноги животного. Таким образом она совершенно не гомологична раковинам прочих *Mollusca*.

Итак мы видим, что класс *Cephalopoda* обнаруживает очень много разнообразия в способах формирования раковины: фрагмокон, *rostrum* и раковина *Argonauta* — три образования различного происхождения.

Внутренний хрящевой скелет Cephalopoda. Весьма интересно, что у этих высших представителей *Mollusca*, помимо раковины, имеется еще хорошо развитый внутренний скелет из хряща, похожего по строению на хрящ позвоночных. Хрящ содержит многочисленные капсулы с одиночными или делящимися хрящевыми клетками. Последние характеризуются у *Cephalopoda* присутствием многочисленных радиальных отростков, которые ветвятся в основном веществе хряща и анастомозируют с отростками других клеток. Хрящ слабее развит у *Tetrabranchiata*. У *Nautilus* имеется единственный хрящ в виде буквы *H*, который только снизу поддерживает пищевод и нервные центры (рис. 80, *A*). У *Dibranchiata* головной хрящ совершенно окружает центральную нервную систему и отоцисты, напоминая собой хондрокраниум *Vertebrata*. В некоторых случаях от головного хряща отходят вперед особые выросты, окружающие и глаза (*Sepia*). Кроме головного, у *Dibranchiata* имеется и много других хрящей, а именно хрящ в основании рук, хрящи замыкательного аппарата мантии, хрящи плавников и некоторые другие.

СКЕЛЕТ ЧЛЕНИСТОНОГИХ (*Arthropoda*)

Устройство и состав скелета у всех представителей *Arthropoda* в общем однотипны, так что можно говорить о них, не разбивая опи-

сания по отдельным группам членистоногих. У всех *Arthropoda* скелет состоит из настоящего хитина, лишь в сравнительно редких случаях пропитанного слоями углекислой извести (*Cirripedia*, *Ostracoda*, *Decapoda*). Хитиновый скелет представляет собой кутикулярный продукт выделения эктодермальных клеток и соответственно с этим образует вокруг всего тела животного сплошную оболочку, и, мало того, продолжается и на стенки передней и задней кишки. Толщина этой оболочки далеко не одинакова на разных местах тела и у различных представителей *Arthropoda*. В общем можно выставить следующие положения.

1. Хитиновый покров значительно тоньше на границах между отдельными члениками тела или конечностей, чем на самих члениках; такое различие обеспечивает легкое сгибание и разгибание тела в местах сочленения сегментов.

2. Нередко хитин бывает сильнее развит на спинной стороне животного, более открытой для нападения, чем на брюшной (*Phyllopoda*, *Trilobita* и др.). Кроме того и в пределах одного членика хитин может быть дифференцирован на более или менее плотные участки. Так, членики заднебрюшия скорпионов окружены сплошным хитиновым футляром приблизительно одинаковой мощности, тогда как в переднебрюшии каждый членик состоит из тергита (спинной пластинки) и стернита (брюшной пластинки), между которыми по бокам тела находятся тонкие хитиновые прослойки. Точно так же и у *Insecta* членики брюшка обнаруживают пару аналогичных пластинок. Каждый грудной членик насекомого защищен четырьмя толстыми пластинками хитина, между которыми имеются тоненькие прослойки. Это — спинка (*notum*), грудинка (*sternum*) и две боковые пластинки (*pleurae*).

Число и расположение подобных хитиновых пластин на члениках разных *Arthropoda* крайне варьирует, будучи иногда характерным для определенных групп их.

3. Особенной мощности хитиновый скелет достигает в некоторых ротовых частях (жвалы, или мандибулы, хелицеры) и некоторых конечностях (у хищных, роющих — *Gryllotalpa*), а иногда и во всем головном отделе (личинки *Insecta*).

4. Личиночные стадии обладают несравненно более нежным хитином, чем взрослые (особенно ясно это сказывается на личинках насекомых — жуки, *Diptera*, *Hymenoptera*).

5. Из отдельных классов *Arthropoda* наиболее нежным хитиновым панцырем обладают низшие раки (*Phyllopoda*, *Copepoda*) и особенно большинство *Arachnoidea* (*Araneina*, *Solpugidea*, *Phalangidea*, *Acarina*), а наиболее мощным — высшие ракообразные (*Decapoda*), *Myriapoda* и большая часть *Insecta* (особенно *Coleoptera*). На жуках особенно хорошо выступает защитное значение скелета: твердые, как дерево, надкрылья, прочный покров брюшка, тогда как спинка под надкрыльями остается мягкой.

В смысле физического строения хитин сплошь и рядом обнаруживает ряд следующих друг за другом и различно дифференцированных:

слоев. Чаще всего (особенно у *Insecta*) отличимы прежде всего два слоя: тонкий *наружный* (*Bütschli*), или *эмалевый* (*Biedermann*) и толстый *главный* слой, более глубокий. Наружный слой в наиболее простых случаях является совершенно бесструктурным и гомогенным. Чаще всего, однако, подобной бесструктурностью обладает лишь тончайшая наружная «пограничная кожа» (*Grenzhaut* по *Bütschli*), под ней же наружный слой дифференцируется в слой радиально исчерченный. Капцов

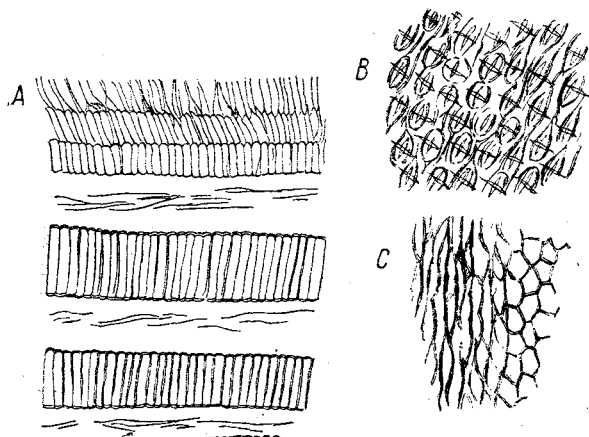


Рис. 85. А — часть поперечного разреза через рог жука-олени (*Lucanus*); хитин складывается из сплюснутых лент, идущих то в продольном, то в поперечном направлении; В — участок двух налегающих друг на друга пластинок хитина из надкрылий *Oryctes*; хорошо видны перекрещивающиеся щели в обеих пластинках; С — вид с поверхности на выпуклую кутикулу бедра *Lucanus*, виден постепенный переход продольных балок в шестиугольные ячейки (А и В по Бидерману, С — по Капцову).

считает его состоящим из призматических ячеек, *Biedermann* (у *Sternocega*) — из волоконцев или палочек. Особенно хорошо этот слой развит у форм металлически блестящих и призирующих (*Cetonia*, из рачков *Sapphirina*); у *Sapphirina*, впрочем, *Ambro*п считает этот слой не относящимся к хитиновому панцирю. У многих *Insecta* исчерченный слой подстилается еще пигментированным слоем с ясным полигональным рисунком, представляющим собой, несомненно, отпечаток клеток наружного эпителия. «Пограничная

кожица» состоит, повидимому, не из хитина, ибо при кипячении с соляной кислотой не растворяется, когда весь остальной панцирь исчезает.

«Главный» слой был подробно исследован *Biedermann* у жука-олени (*Lucanus*) и других жуков, а также *Bütschli* и его учеником Капцовым. Всего крупнее и различимее элементы у *Lucanus* (рис. 85), отчего с него лучше и начать. У него главный слой его рогов состоит из концентрически расположенных пластин, а каждая пластина — из многочисленных параллельных толстых волокон, или перекладин, местами раздваивающихся. Местами волокна анастомозируют. При этом волокна в соседних пластинках лежат друг к другу под прямым углом. Получающиеся послойные сплетения параллельных волокон весьма резистентны по отношению

к сгибанию данного участка тела. Получается нечто вроде плетения венских стульев. Такого же принципиально строения и хитин других исследовавшихся *Insecta*. Разница может быть лишь в меньшей толщине волокон и затем еще в том, что анастомозы между волокнами каждой пластинки становятся так часты, что каждый слой волокон превращается в сплошную, пронизанную в одном направлении короткими щелочками перепонку. Нередко (например у *Oryctes*, рис. 85) щелочки в соседних слоях приходятся серединами друг над другом, вследствие чего хитин пронизывается вертикальными каналами. Хитиновые волокна некоторых жуков обнаруживают любопытное явление разнородности состава в разных своих участках, а именно каждое волокно состоит из правильно чередующихся участков, то просто, то двояко преломляющих свет.

Такое же волокнистое и слоистое строение представляет панцирь *Squilla*, по *Biedermann*, который берет это животное как пример для *Crustacea*. *Potamobius* и *Homarus*, исследованные *Tullberg* и *Bütschli*, имеют панцирь значительно более сложного строения, и потому описание его грешит непонятными местами. *Biedermann*, однако, удается свести и здесь дело к системам лежащих друг над другом тонко продырявленных пластинок — результат анастомозов хитиновых фибрилл.

Образование скелета. Вышеупомянутые слои хитина образуются не все одновременно, но последовательно снаружи внутрь. При каждой линьке, которыми сопровождается рост всех *Arthropoda*, старый хитиновый панцирь сбрасывается и под ним образуется новый. Отделение старого хитина от тела происходит при помощи выделения под него секрета открывающихся на уровне гиподермы личинных желез. Момент образования полного скелета варьирует у разных форм. У жуков, например, насекомое, только что вышедшее из куколки, обладает еще не всеми слоями хитина.

В вопросе об образовании хитина долгое время боролись два течения: одно, рассматривающее этот процесс как выделение гиподермальными клетками вещества скелета, и другое, считающее хитин продуктом видоизменения самых наружных концов гиподермальных клеток. Быть может, наконец, оба процесса имеют место одновременно.

Tullberg, исследуя только что слинявшего омара, нашел гиподермальные клетки гораздо длиннее нормальных и исчерченными продольно на их наружных концах. Эти волокна их концов переходят, по *Tullberg*, в вертикальные волокна (наружного слоя) хитина, превращаясь в него. *Плотников* того же мнения, как *Tullberg*.

Переход от образования вертикальных структур к горизонтальным лучше всего выяснен *Капцовым*. Под вертикально исчерченным слоем лежит, как мы видели, слой многоугольных фасеток, отражающий наружные контуры эпителиальных клеток. Такой узор хитина происходит оттого, что соответственно границам между клетками выделяется хитин иной консистенции, чем на всей остальной

наружной поверхности клетки. Проследивая хитин еще глубже, можно заметить, как такое особое выделение по шести приблизительно кантам клеток сосредоточивается во всех клетках, особенно на двух параллельных друг другу кантах, так что сами ячейки несколько вытягиваются и сливаются между собой, как чашечки в мзандрических кораллах.

Между параллельными волокнами хитина местами выступают анастомозы — это менее утолщенные канты эпителиальных клеток; еще глубже начинается выделение хитина по двум другим кантам всех клеток: образуются параллельные друг другу волокна хитина, идущие под прямым углом к волокнам предыдущего слоя. Таким образом и здесь мы имеем периодическое изменение направления выделительной деятельности эпителиальных клеток.

Судьба скелета при линьках. Старый скелет сбрасывается либо целиком, причем животное в новом мягком панцире вылезает в трещину на определенном месте тела: у гусениц — позади головы, у Crustacea Decapoda — на границе груди и брюшка.

Иногда панцирь разрывается пополам, например у мокриц — между четвертым и шестым грудными сегментами. При этом наблюдалось, что вещество старого панциря частично растворяется, панцирь утончается, а вещество его, вероятно, идет на построение скелета следующей стадии (*Potamobus*, *Diplopoda*, *Tenebrio*). В резорбировании старой кутикулы почти несомненно принимает участие жидкость личинных желез, которая у насекомых (по Плотникову) содержит раствор (белковый) щавелевокислых солей.

Обызвествленные хитиновые скелеты чаще всего встречаются у Crustacea, а кроме того, у *Diplopoda* среди многоножек. Обызвествление хитина может захватывать собой либо все тело животного, кроме мест сочленений, или же на теле имеются отдельные обызвествленные участки покровов (*Ostracoda*, *Branchiopoda*, *Cirripedia*), чаще всего в виде парных боковых створок (см. далее).

Известковый скелет всех Arthropoda состоит из аморфной извести, чем он приближается к скелету позвоночных. Судя по всему, эта аморфная углекислая известь находится в составе какого-то органического, быть может, белкового соединения.

Только что образованная после линьки кутикула всегда лишена минеральных солей. Повидимому органическое соединение углекислой извести находится в растворенном виде в крови и оттуда поступает в кутикулу. Присутствие углекислой извести в крови доказывается тем, что из крови удается при низкой температуре получить кристаллы углекислой извести.

Для быстрого пропитывания панциря известью после линьки нужны большие количества этого материала. У некоторых раков, например у речного рака, имеется приспособление в виде так называемых «жерновов», облегчающее этот процесс. А именно весной, перед линькой, у рака в двух особых выпячиваниях стенок желудка скопляется углекислая известь в виде пары чечевицеобразных телец

диаметром до 1 см. Перед самой линькой «жерновки» растворяются и вещество их, очевидно, поступает в кровь, чтобы оттуда перейти в новообразующийся панцирь.

Специальные случаи развития скелета у *Arthropoda*

Скелет усоногих (*Cirripedia*). *Cirripedia*, отчасти в связи со своим сидячим образом жизни, обладают очень сильно развитым обызвестленным скелетом. Как известно, *Cirripedia* проходят в своем развитии свободноплавающую циприсовидную стадию, головогрудный щит которой, сгибаясь на спине, дает две охватывающих тело с боков створки. Они сначала мягкие хитиновые и не только переходят друг в друга на спине, но и срастаются на известном протяжении на брюхе, оставляя только спереди щель для выхода антеннул, а сзади для усоножек. На антеннулах находятся прикрепительные диски с отверстиями особых цементных желез. Циприсовидные личинки оседают на дно и прикрепляются к нему своими антеннулами, продельвая линьку и принимая дефинитивный вид. К этому времени на фоне хитиновых створок начинают дифференцироваться известковые пластинки окончательного скелета.

У наиболее древних и, надо думать, примитивных форм отделы тела, т. е. прикрепительный отдел и собственно тело или так называемая головка еще слабо дифференцированы и покрыты многочисленными, и притом однородными пластинками. Таким считает D a s q u é (1921) *Lepidocoleus* из нижнего силура или *Turrilepas* из кембрия, в принадлежности которых к *Cirripedia* некоторые авторы, однако, сомневаются. У *Turrilepas* все животное было черепацеобразно покрыто многочисленными поперечными рядами пластинок, по пять в ряду с каждой стороны тела.

Далее в истории отряда *Cirripedia* имеется пробел, после которого первые *Cirripedia* попадают в юрских отложениях. Они принадлежат к группе *Lepadomorpha*, т. е. морских уточек. Стебелек у этих древних форм еще неясно обособлен и, наравне с головкой, покрыт скелетными пластинками. Таков, например, *Zeugmatolepas* из юры, имевший в одной только головке не менее тридцати четырех пластинок и многочисленные мелкие пластинки в стебельке. Сюда же относятся юрские и меловые *Archaeolepas* (шесть пластинок в головке) и *Stramentum* (= *Loricula*; девять пластинок в голове), у которых головка тоже неясно обособлена от мелкопластинчатого стебля. *Scalpellum* и *Mitella* (= *Pollicipes*), начинающиеся с мела, имеют двенадцать—пятнадцать пластинок в головке и более дифференцированный стебелек; в головке пластинки имеют уже определенное число и положение: брюшная непарная *rostrum*, спинная *carina*, два *scuta*, два *terga*, образующих верхний ряд, и варьирующее число *lateralis*, постепенно переходящих в пластинки стебелька (рис. 86).

Далее, у появляющихся в плиocene, т. е. в конце третичной эпохи, *Lepas* в головке всего пять пластинок (*rostrum* исчезает), а стебелек мясистый; у *Ibla* исчезает и *carina*, так что в головке остаются четыре пластинки (рис. 88, B). Первоначальная однозначность пластинок

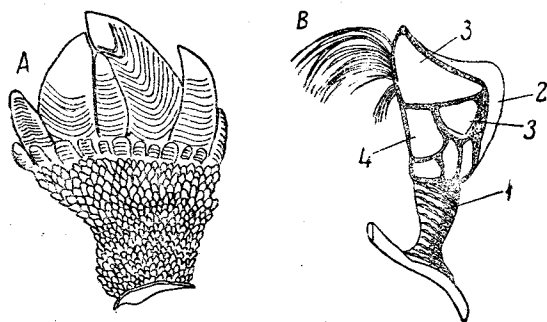


Рис. 86. А — *Pollicipes (Mitella)*; В — *Scalpellum*.

1 — стебелек с рядами мелких пластинок; 2 — carina; 3 — tergum; 3 (нижнее) — laterale; 4 — Scutum. (Оригинал.)

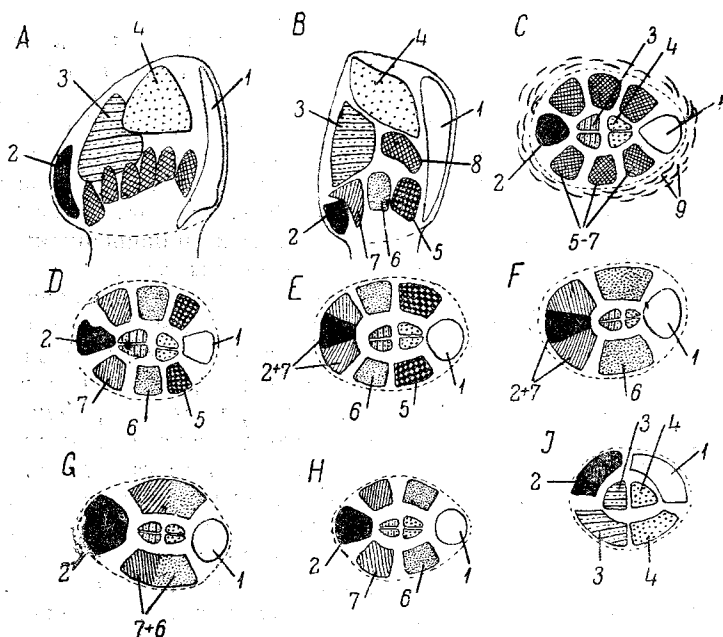


Рис. 87. Схемы расположения скелетных пластинок у различных Cirripedia. А и В — вид сбоку; С—I — вид с верхнего полюса; контуры животного изображены прерывистой линией. А — *Mitella*; В — *Scalpellum*; С — *Catophragmus*; D — большинство видов; Е — *Pachylasma*; F — *Tetraclita*; G — *Chamaesipho*; H — *Chthamalus*; I — *Verruca*.

1 — carina; 2 — rostrum; 3 — scutum; 4 — tergum; 5 — carino-laterale; 6 — laterale; 7 — rostro-laterale; 8 — latero-superius; 9 — мелкие пластинки подошвы у *Catophragmus*. (Оригинал.)

доказывается у многих *Mitella* еще одинаковой формой всех пластинок и постепенным увеличением их от основания стебелька к головке. У *Scalpellum* пластинки стебелька или разбросаны, т. е. напоминают *Mitella*, или располагаются более правильными рядами: происходит упорядочивание положения пластинок. В скелете головки *Cirripedia* наиболее часто повторяющимися элементами, которые В г о с л (1927) считает вследствие этого первичными, являются carina, два terga и два scuta. Менее постоянны брюшной rostrum и разное число боковых lateralialia.

Исходя от *Mitella*, можно перебросить мост и к Operculata. У Operculata (рис. 87) стебелек укорачивается и исчезает, так что тело прирастает к субстрату широкой подошвой, а пластинки головки, кроме scuta и terga, образуют вокруг тела так называемую стену. Terga и scuta образуют верхнюю двустворчатую крышечку животного. Переходной ступенью можно считать *Catophragmus*, у которого в основании стены лежит еще много очень мелких пластинок — остаток скелета стебелька. Стена в наиболее полном случае состоит из восьми пластин: rostrum, carina, две rostro-lateralialia, две carino-lateralialia и две lateralialia. Далее идет разными путями уменьшение числа пластин. У *Balanus* и *Pachylasma* rostrum сливается с rostro-lateralialia и в стене получается всего шесть пластин. У *Tetraclita* кроме того выпадает carino-lateralialia, и стена становится четырехчленной. У *Chamaesipho* такая же четырехчленная стена складывается, однако, из иных пластин, а именно rostrum, carina и слившихся друг с другом rostro-lateralialia плюс lateralialia (исчезли carino-lateralialia); у *Pyrgoma* все пластинки стены сливаются в одно целое.

Очень интересные изменения происходят у рода *Verruca* (рис. 87). От первичной стены сохраняются только carina и rostrum, сдвигающиеся на одну сторону и образующие одну половину стены. Другая половина образуется за счет scutum и tergum противоположной стороны, тогда как остающееся одно scutum и одно tergum тесно скрепляются и образуют цельную крышечку.

У отдельных форм как Lepadomorpha, так и Operculata может происходить постепенная редукция скелета, проявляющаяся в уменьшении размеров пластинок. *Conchoderma* (рис. 88, А) есть оголившийся *Lepas*; вполне голыми являются *Anelasma*, *Alepas*.

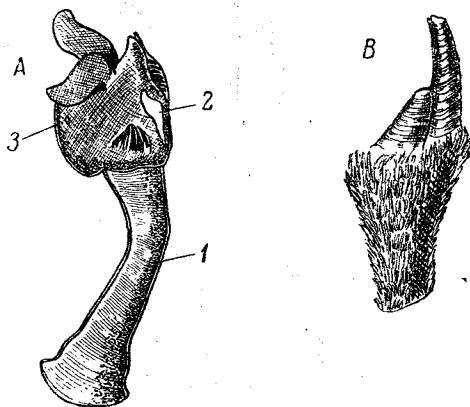


Рис. 88. А — *Conchoderma*; В — *Ibla quadrivalva*

1 — стебелек; 2 — scuta; 3 — carina
(из Д о г е л я).

Среди Operculata сильную редукцию стены (в виде тонкого колечка) испытывает живущий на китах *Xenobalanus*.

Таким образом мы видим подтверждаемую палеонтологическими данными постепенную олигомеризацию частей скелета и урегулирование их положения. Этот процесс может идти различными путями, либо слиянием, либо выпадением части элементов, причем последнему нередко предшествует уменьшение их в размерах.

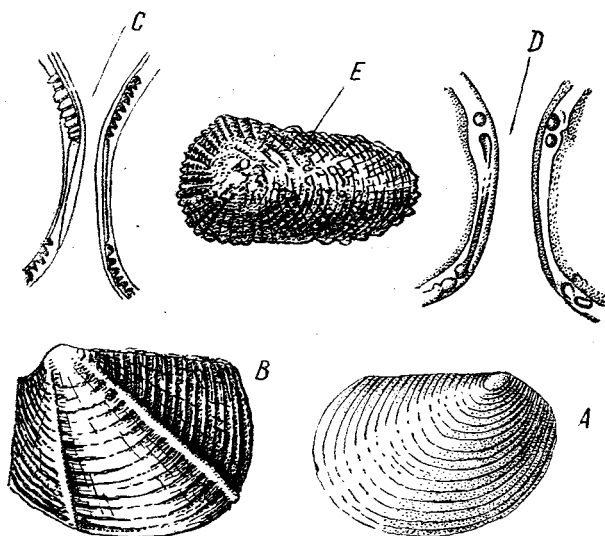


Рис. 89. *A* — правая створка *Estheria*; *B* — левая створка *Leia tricarinata* (передний край срезан); *C* — *Cythereida bukensis* (Ostracoda), замочный край обеих створок; *D* — *Cythereis merita*, замочный край обеих створок; *E* — *Cythereis quadrilatera* (Ostracoda), наружный вид створки. На рис. *C* — замочный край несет много мелких зубов, на рис. *D* — гораздо меньшее количество, но более крупных (из Ц и т л я).

В последнее время Вгосн стремится поставить на голову весь описанный ход эволюции, принимая за первичные только пять пластинок и считая, что остальные присоединяются к ним лишь вторично. В своих рассуждениях он исходит исключительно из эмбриологических данных, а именно из того, что в большинстве случаев пять первичных пластин закладываются раньше прочих. Имеется, однако, достаточное количество палеонтологических доказательств, говорящих против этого толкования. Вероятно более ранняя закладка пяти первичных пластин у современных Cirripedia объясняется тем, что эти пластины в настоящее время приобрели особую важность в образовании скелета.

Скелет ракушковых рачков (Ostracoda). Панцырь ракушковых рачков (рис. 89) интересен своим сходством с раковиной Lamelli-

branchia. Тело покрыто с боков двумя обызвествленными створками, которые переходят друг в друга по спинной медиане. Створки представляют собой, как и у Cirripedia, свешивающиеся с боков складки головогрудного щита; они развиты обыкновенно не вполне симметрично. Раковина иногда может зиять, как у некоторых Lamellibranchia; наиболее частое отверстие в ней, это «антеннальная вырезка». Интересно, что у некоторых Ostracoda на раковине отражается половой диморфизм: у самок задняя половина раковины несколько вздута. Соединение обеих створок раковины на спине происходит либо лишь при помощи обызвествленной полоски хитина, вроде лигамента пластинчатожаберных, либо при помощи сравнительно сложного замка из заходящих друг за друга зубов и ямок. Типы устройства замка несколько варьируют у разных родов Ostracoda, но в общем замок стоит ближе всего к таксодонтному замку Lamellibranchia.

Отметим, что у Phyllopoda тоже может встречаться двустворчатая раковина (*Limnetis*, *Estheria*, рис. 89, А, В и др.), но она бывает лишь слабо обызвествленной.

Внутренний скелет Arthropoda. Помимо наружного хитинового скелета, облекающего все тело, у многих Arthropoda имеется еще особый внутренний скелет, частью служащий для прикрепления мышц, частью для защиты различных внутренних органов.

Этот отдел скелета может быть двойного происхождения. У многих Arthropoda он образуется просто глубокими впячиваниями внутрь тела наружного панциря. Подобные хитиновые впячивания, или *аподемы*, или *эндапофизы*, очень распространены у раков, где они чаще всего имеют вид вдающихся внутрь полости тела или конечностей столбиков или пластинок. В грудном отделе, особенно у Crustacea Decapoda, развивается сложная система аподем в виде ряда сводов и перекладин, прикрывающих брюшную нервную цепочку. У Arachnoidea в головогрудном отделе, под кишечником, тоже имеется скелетная пластинка, иногда очень сложной конфигурации, так называемый *эндостернит*. Эндостернит Solpugidea, имеющий вид парной пластинки, образуется подобно аподемам раков за счет двух впячиваний наружного скелета (Bergard, 1894). Однако у прочих Arachnoidea и у Xiphosura эндостернит имеет, повидимому, иное происхождение, а именно мезодермическое, относясь к иной категории эндоскелетных образований. Судя по данным Шимкевича (1894), Переяславцевой (1901) и Lohmann (1902), для скорпионов, пауков, Pedipalpi и Phalangidea, и по работе Kingsley (1893), для Xiphosura, эндостернит этих форм возникает из соединительной ткани, из сухожилий или мышечной ткани и представляет по своей структуре род волокнистого хряща. Двойственность происхождения эндостернита в пределах группы Arachnoidea тем более любопытна, что как эктодермальный эндостернит Solpugidea, так и мезодермальный прочих паукообразных занимают внутри головогруды приблизительно одинаковое положение. Эндостернит лежит между кишечником и брюшной нервной цепочкой, прикрывая эту последнюю сверху.

Форма эндостернита у *Arachnoidea* весьма разнообразна. *Versluis* и *Demoll* (1922) склонны считать за наиболее примитивную форму таковую некоторых *Pedipalpi* (*Trithyreus cambridgei*), где состоящий из пары продольных перекладин эндостернит составляет как бы сухожильные продолжения двух главных абдоминальных мышц, заходящих в голову. У большинства прочих *Arachnoidea* и у *Xiphosura* эндостернит имеет вид более короткой и широкой пластинки, свободно подвешенной при помощи мышц в полости тела. Интересно отметить, что *Xiphosura* и *Scorpionidea*, обнаруживающие между собой сходство во многих морфологических признаках, обладают и весьма сходно устроенным эндостернитом. А именно от заднего конца последнего отходит книзу особая дужка, обхватывающая собой брюшную цепочку (так называемая субневральная дуга). Можно думать, что мы имеем в этом признаке еще один лишний штрих, говорящий в пользу генетической связи между указанными двумя группами.

Некоторые ракообразные (например *Apus* и другие) тоже обладают мезодермальным эндостернитом, так что склонность к образованию подобного рода эндоскелетных пластинок является, повидимому, характерной для большинства *Arthropoda Branchiata*.

СКЕЛЕТ ИГЛОКОЖИХ (*Echinodermata*)

Скелет *Echinodermata* по своему характеру, залеганию и способу образования более всего напоминает известковый скелет *Spongia* и *Ostoscorallia*. Он — внутренний, состоит из углекислой извести и залегает в имеющемся у всех *Echinodermata* под эпителием подложном слое соединительной ткани. При этом скелет закладывается всегда в виде микроскопических телец, или спикул (рис. 90), чаще всего имеющих вид различным образом мелко продырявленных пластинок. Пластины очень походят на иглы губок и склериты кораллов и, подобно им, закладываются сначала внутри одной клетки, а затем маленького многоядерного синцития (рис. 91). У личинок всех *Echinodermata*, а у *Holothurioidea* и во взрослом состоянии, весь скелет ограничивается разбросанными в *cutis* микроскопическими тельцами. У всех прочих взрослых *Echinodermata* тельца сливаются краями и образуют скелетные элементы второго порядка. Эти элементы второго порядка могут иметь самую различную форму: пластинок (на теле), косточек вроде позвонков (в лучах), игол (в самих покровах) и т. д. Они имеют грубоячеистое строение. По характеру расположения ячеек можно различить такие элементы, где ячейки и перекладки между ними расположены правильными рядами, тогда как в других имеется совершенно неправильная ячеистая сеть. Могут, наконец, быть и элементы в известных своих частях построенные правильно, в других — неправильно. Микроскопическое строение скелета и расположение его перекладин неоднократно находит себе применение в систематике иглокожих. Губчатое строение скелета необычайно характерно для *Echinodermata*. Лишь в иглах некоторых *Echinoidea* и члени-

ках стебля *Crinoidea* процесс обызвествления идет дальше, так что ячеи губки почти исчезают и от них остаются лишь следы, что делает такие скелетные элементы более прочными.

Несмотря на большие различия в дефинитивном своем виде, скелетные образования *Echinodermata* необычайно сходны по оптическим и кристаллографическим своим свойствам как между собой, так и с иглами известковых губок. Это сходство выражается, с одной стороны, в том, что в оптическом отношении каждый скелетный элемент ведет себя, как один кристалл известкового шпата, ориентированный так, что главная оптическая ось кристалла совпадает с продольной осью элемента. Кроме того фигуры вытравливания, получающиеся на подходящих объектах (например иглах ежей), подтверждают толкование каждого элемента, как кристаллического индивида.

Наконец по отношению к наиболее крупным элементам (иглы *Cidaridae*) удается применить третий метод проверки: излом по плоскостям спайности; просто при помощи ножа можно получить из иглы раскалыванием фигуру ромбоэдра, какую можно получить и из любого куска известкового шпата.

Впрочем данные работы Меркера (1916) приводят к несколько иным результатам. Прежде всего он доказывает, что удельный вес и показатель преломления у «органического» известкового шпата скелетов *Echinodermata* несколько ниже, чем у минерального. Вес минеральной углекислой извести — 2,7, органической — 2,6; показатель преломления минеральной углекислой извести — 1,658, органической 1,640—1,650. Это обстоятельство указывает на постоянное присутствие в скелете органического вещества, хотя его так мало, что после декальцинирования оно лишь с трудом обнаруживается. Далее Меркер находит, что во всех скелетных частях оптические оси для каждой части имеют вполне

определенное положение (но отнюдь не всегда совпадающее с продольной осью элемента). В своей последней статье Меркер дополняет, что направление оптической оси в скелетных частях отчасти совпадает с главной морфологической осью животного (например

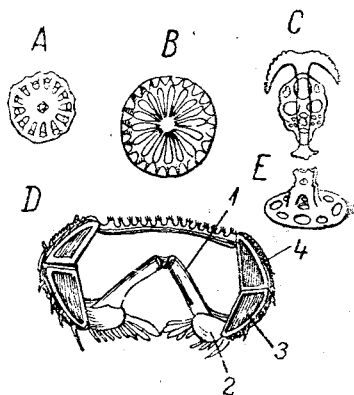


Рис. 90. А — скелетное тельце *Pannychia*; В — то же *Myriostrochus*; С — пластинка и якорь *Synapta*; D — скелет луча морской звезды в поперечном разрезе.

1 — ambulacralia; 2 — adambulacralia; 3 и 4 — marginalia.

Е — скелетное тельце *Holothuria*.



Рис. 91. Две стадии образования решетчатых скелетных пластинок у голотурий (по Вудланду).

в руках и стебле Crinoidea), отчасти нет. Так как самое явление оптических осей зависит, несомненно, от расположения молекул кристаллического известкового шпата, то можно предположить, что либо первые появляющиеся в плазме молекулы углекислой извести захватываются плазмой и устанавливаются ею в определенное положение, либо в протоплазме, производящей скелет, возникают известные линии натяжения, по которым и ориентируются кристаллические молекулы. Однако, по мнению Меркера, наибольшую вероятность имеет третья гипотеза, по которой расположение молекул, а вместе с тем и оптических осей, вызывается причиной, лежащей вне организма, а именно *силой тяжести*, которая определяет положение первых, появляющихся в плазме молекул, а вместе с тем и кристаллографические свойства всего скелетного элемента. Эта мысль, хотя еще и недостаточно обоснованная, заслуживает полного внимания и проверки на других объектах.

Класс Holothurioidea

Скелет голотурий ближе всего стоит к скелету Spongia и Octocorallia тем, что он почти целиком складывается из микроскопических первичных элементов. Главная часть скелета Holothurioidea образована бесчисленными микроскопическими спикулами, разбросанными в подкожной соединительной ткани животного или в полном беспорядке, или в известной системе. Вторую составную часть представляют десять или большее количество более крупных известковых пластин (это уже вторичные элементы), залегающих вокруг передней части кишки в виде окологлоточного кольца.

Чаще всего во вполне сформированном виде спикулы имеют вид продырявленных пластинок, причем продырявленность их возникает следующим образом. Зачаток спикулы — палочка, которая на обоих концах дихотомизирует под углом в 120° ; ветки продолжают дихотомизировать под тем же углом, пока не сольются краями и не дадут пластинку с ячейками. Варьируя в очень широких пределах по форме, спикулы обнаруживают, однако, в каждом из отрядов Holothurioidea одну-две первенствующие формы. Так, у Synaptidae чаще всего встречаются очень правильные колеса с многочисленными спицами (рис. 90, B), а кроме того, изящные якорьки, прикрепленные к решетчатым пластинкам (рис. 90, C). У глубоководных Elasipoda наиболее частая форма — это крест (образующийся, очевидно, укорачиванием промежутка между обоими развилками основной палочки) с радиальными отростками; у Elasipoda попадаются также и колеса (рис. 90, A), но отличающиеся от синаптидных продырявленной серединой. Molpadiidae имеют якорьки подобно Synaptidae, а в остальном походят на Dendrochirota (см. дальше). Совсем особой формы некоторые тельца Trochostoma; это — овальные тельца, концентрически слоистые и винно-красного цвета. У Aspidochirota преобладает форма стульчиков (рис. 90, E) и блюшек с шестью двурядно расположенными дырами. Образуются стульчики опять-таки из

раздвоенной на концах палочки. Наиболее разнообразны тельца *Dentrochirota*. Чаще всего они представляют букву X с решетчатой пластинкой (вроде «бляшек», но с четырьмя отверстиями). Если палочка не раздваивается на концах, то получается веретенообразная спикула, обычно с шипами. Чаще же она ветвится несколько раз, и тогда получаются продырявленные многими отверстиями пластинки.

У *Holothurioidea*, как и у губок, один вид может обладать несколькими формами спикул. Например у *Holothuria impatiens* поверхностные спикулы мелкие и имеют вид стульчиков; глубокие гораздо крупнее и пластинчатые. На боках тела иглы часто вытягиваются в палочки, иногда еще несущие следы дыр и лежащие поперек тела (то же происходит и с якорями). В концах амбулакральных ножек лежат обычно пластинки в виде правильного решетчатого диска.

Скелет прочих Echinodermata

Этот скелет состоит из вторичных, более крупных элементов, чаще всего имеющих характер пластинок. Он обычно складывается из основного остова и из поверхностных придатков, в виде шипов, игол и т. п.

В каждом классе основной остов можно подразделить на скелет оральной стороны, а в частности околоротовой, и на скелет аборальной стороны, а в частности циркуманальный.

Скелет основного остова мы будем рассматривать под общим углом зрения олигомеризации, ибо он дает много прекрасных примеров уменьшения числа гомологичных элементов в течение хода эволюции группы.

Классы: Carpoidea, Cystoidea, Thecoidea и Blastoidea

Все названные группы состоят из вымерших палеозойских животных. В глубокой древности (кембрий-силур) существовал небольшой класс Carpoidea. Это были большей частью прикрепленные (или лежащие), но еще билатеральные, не приобретшие пятилучевой симметрии животные. Тело состояло из сплюснутой, продолговатой чашечки, на одном конце которой помещались рот и порошица, а на противоположном — более или менее длинный стебелек. Узкий край чашечки был обведен рядом более крупных маргинальных скелетных пластинок. По обеим плоским сторонам чашечка, а также стебелек были покрыты очень многочисленными и неправильно расположенными мелкими полигональными пластинками. Особенно многочисленны и неправильно расположены пластинки у самых древних, кембрийских Trochocystidae (рис. 92, А). Среди силурийских Carpoidea имеется ряд форм с значительно меньшим числом более правильно расположенных пластинок (*Placocystites* и др.).

Того же или немного более позднего времени класс Cystoidea, представители которого встречаются с нижнего силура до карбона включительно.

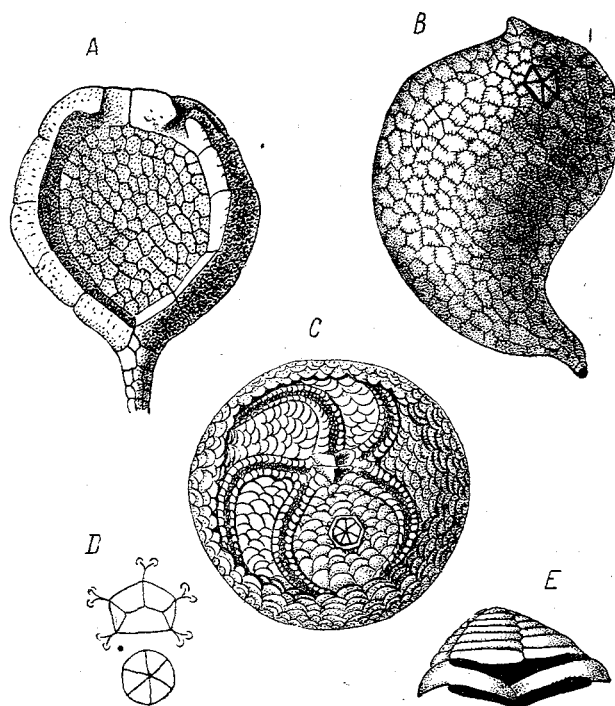


Рис. 92. *A* — *Trochocystites bohemicus* (Carpoidea), с верхней стороны; *B* — *Echinospaera pirum* (Cystoidea), сбоку; *C* — *Isorophus cincinnatiensis* (Thecoidea), сверху; *D* — *Sphaeronis potum* (Cystoidea), околоротовая часть чашечки сверху; *E* — *Edrioaster bigsbi*, разрез через амбулакralный желобок.

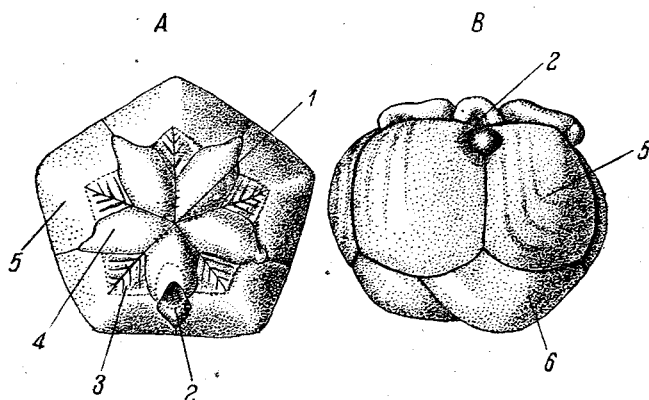


Рис. 93. *Angioblastus variabilis* (Blastoidea). *A* — с ротового полюса; *B* — сбоку.
1 — рот; 2 — заднепроходное отверстие; 3 — амбулакры; 4 — дельтоидные пластинки;
5 — радиальные пластинки; 6 — базальные пластинки (из Ц и т е л я).

Не разбирая организации *Cystoidea* подробно (см. рис. 92, *B, D*) можно, однако, отметить, что это были прикрепленные иглокожие с еще не вполне установившейся пятилучевой симметрией и с многопластинчатым скелетом. К аборальному полюсу чашечки прикрепляется короткий стебелек. Чашечка образована многочисленными, большей частью неправильно расположенными полигональными пластинками; основание чашечки состоит из более правильного венчика четырех—шести базальных пластинок, к которым и прикрепляется стебелек. Рот лежит в центре оральной стороны и иногда прикрыт пятью интеррадиально расположенными *оральными* пластинками. От рта отходят три—пять коротких амбулакральных желобка. Первичное число, повидимому, три, ибо нередко (*Callocystites* и др.) можно видеть, как окончательное число пять получается расщеплением двух из трех первичных желобков. В одном из интеррадиусов оральной стороны располагаются в центробежном направлении порошица, половое отверстие и мадрепоровая пластинка. Весьма интересно, что порошица закрыта пирамидой из разного числа, но часто из *пяти* пластинок. Является вопрос, почему эксцентрически расположенное и не имеющее отношения к общей пятилучевой симметрии отверстие тем не менее обнаруживает не только лучистое, но именно пятилучевое строение. Нам думается, что при возникновении новых отношений симметрии они входят каким-то образом в геном животного и потому могут отражаться на расположении любых элементов тела, даже, казалось бы, выходящих из сферы действия пятилучевой симметрии. Нечто сходное мы имеем в развитии шпор у дыляты по *Шмалъгаузену*, которое сопровождается появлением зачатков их и на крыльях, где шпоры никогда не получают и не получали полного развития. Получается своеобразное воздействие изменений, происходящих с определенными органами, индуцирующее в том же направлении и на другие органы, собственно говоря, не подчиненные изменению.

Амбулакральные желобки могут быть выстланы двумя рядами особых мелких *адамбулакральных* пластинок и прикрыты еще двумя рядами *амбулакральных* пластин.

Таким образом у *Cystoidea* мы, действительно, имеем еще неустановившийся план строения тела. Имеются намеки на трехлучевое строение (амбулакральные желобки, иногда базальные пластинки — у *Cryptocrinus*), на четырехлучевое (число базальных пластинок) и на пятилучевое (число оральных пластинок, иногда число амбулакральных желобков, пятерная анальная пирамидка).

У последующих классов *Echinodermata* имеется уже ясно выраженная пятилучевая симметрия.

Еще один древний класс, появляющийся уже в кембрии, но заходящий до нижнего карбона, образуют *Thecoidea* (рис. 92, *C, E*). Это большей частью сидячие, но не имевшие стебелька, а прикреплявшиеся прямо аборальной стороной тела пятилучевые животные. Центр обращенной кверху ротовой поверхности занимал рот, от которого отходило к краям лепешковидного, реже чашеобразного

тела пять амбулакральных желобков, подостланных двумя рядами *адамбулакральных* пластин и прикрытых двумя рядами пластин *амбулакральных*. Промежутки между желобками, т. е. интеррадиусы, а также краевая зона тела были покрыты множеством неправильно расположенных пластинок. В одном из интеррадиусов помещалась порошица, прикрытая нередко пирамидкой из пяти или более пластинок. Итак, кроме ограничения числа пластинок в амбулакральных желобках, остальное тело обнаруживает неопределенность числа и расположения скелетных пластинок.

Последний класс ископаемых сидячих иглокожих образуют морские бутоны (*Blastoidea*). Их чашечка прикреплялась ко дну относительно коротким, членистым стебельком и обыкновенно состояла из трех венчиков пластинок (рис. 93). Основание чашечки, переходящее в стебелек, складывается из трех интеррадиально расположенных *базальных* пластинок; одна из них вдвое мельче остальных, каждая из которых получилась слиянием двух первичных пластинок. Следовательно, собственно говоря, первый венчик образован пятью пластинками. Над ним помещается венчик из пяти *радиальных*, а еще выше венчик интеррадиально лежащих так называемых *дельтоидных* пластинок. Дельтоидные пластинки прикрывают верхнюю, оральную сторону чашечки. От центрального рта оральной стороны отходят пять *амбулакральных желобков*, которые у *Blastoidea* отличаются оригинальным строением. Каждый из них образован продолговатой ланцетовидной пластинкой, по которой и пробегает желобок, частично прикрытый простым или двойным рядом окаймляющих мелких пластинок. Последние, быть может, отвечают амбулакральным и адамбулакральным пластинкам других иглокожих. Амбулакральные желобки были по краям усажены двумя рядами членистых выростов — брахиол, напоминающих пиннулы морских лилий. Интересно, что у наиболее древних представителей *Blastoidea* (отряд *Protoblastoidea* из нижнего силура) в состав чашечки входили не три, а четыре венчика пластин, ибо между радиальным и дельтоидным пластинками на боковых стенках чашечки вклинивался еще дополнительный венчик из большого числа мелких пластинок. Итак, у *Blastoidea* мы, с одной стороны, видим упрочнение пятилучевого строения и уменьшение числа пластинок чашечки, сравнительно с предыдущими классами. С другой стороны, уменьшение скелетных элементов можно найти и в пределах самого класса в направлении от более древних *Protoblastoidea* к прочим морским бутонам.

Класс Crinoidea

С большей определенностью можно говорить о скелете морских лилий (*Crinoidea*), которые, появляясь в силуре, сохранились до настоящего времени. В классе *Crinoidea* мы имеем дело с формами вполне установившегося пятилучевого строения. В своей основе морские лилии — сидячие животные, прикрепляющиеся к субстрату хорошо развитым стебельком. Однако по мере приближения к совре-

менной эпохе лилии обнаруживают тенденцию к переходу в свободно-подвижное состояние. Стебелек становится провизорным органом сидячих молодых стадий; вырастая, животное отрывается от стебелька и переходит к свободному образу жизни (Comatulidae).

Скелет стебелька состоит из одного ряда члеников, наложенных друг на друга, подобно столбику монет. Первоначально каждый членик имеет пентамерное происхождение (ископаемый *Botryocrinus*), но у громадного большинства Crinoidea все пять частей членика сливаются и членик становится цельным (олигомеризация). Очень интересны приспособления, прикрепляющие стебелек к морскому дну. В одних случаях вокруг основных члеников стебелька выделяется значительное количество известкового цемента, образующего инкрустирующую массу, при помощи которой стебелек пристаёт к каменистому дну (рис. 94). На илистом дне от основных члеников стебелька вырастают в стороны членистые придатки, корневые усики (*cirri*), внедряющиеся в грунт. С течением хода эволюции Crinoidea такие усики появляются на всем протяжении стебелька.

Уже начиная с палеозойской эры в разных группах Crinoidea встречаются формы, стремящиеся обеспечить себе возможность перемены места прикрепления. У некоторых видов, обитающих на илистом грунте, основной конец стебелька вздувается в луковицу или в пятикрючный якорь (*Myrtillocrinus*, рис. 94), утрачивая корневые усики. Та-

кие виды, судя по современному *Isocrinus*, могут переменять место, плавая при помощи рук, и затем вновь внедряться в грунт нижним концом стебля. У других видов (ископаемый *Herpetocrinus*, рис. 95) стебелек, закрученный вокруг чашечки в плоскую спираль, повидимому, вовсе не прикреплялся и служил для ползания по дну при помощи двурядно расположенных во всю его длину усиков. Наконец третья категория видов утрачивает стебелек (имеющийся в молодости) посредством обламывания его под чашечкой. Только самый верхний членик остается связанным с чашечкой и образует ее нижнюю пластинку (*centrodorsale*). У современных Comatulidae этот членик

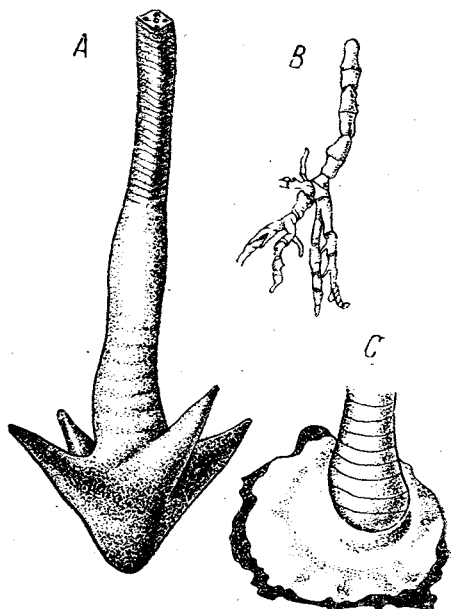


Рис. 94. А — нижний конец стебелька *Myrtillocrinus*; В — то же у *Bathocrinus*, от стебелька отходят *cirri*, измененные в корешки; С — то же у *Calamocrinus*, прикрепление происходит при помощи цементной пластинки (по Бадеру).

снабжен венчиком гибких усиков, при помощи которых животное ползает по дну, будучи обращено своим оральным полюсом кверху.

Скелет чашечки состоит из единственной центродорзальной пластинки (centrodorsale), занимающей основание чашечки, и из нескольких пятичленных венчиков пластин, выстилающих боковые стенки чашечки. Центродорзальная пластинка отнюдь не может быть приравнена пластинке, которая у многих других Echinodermata

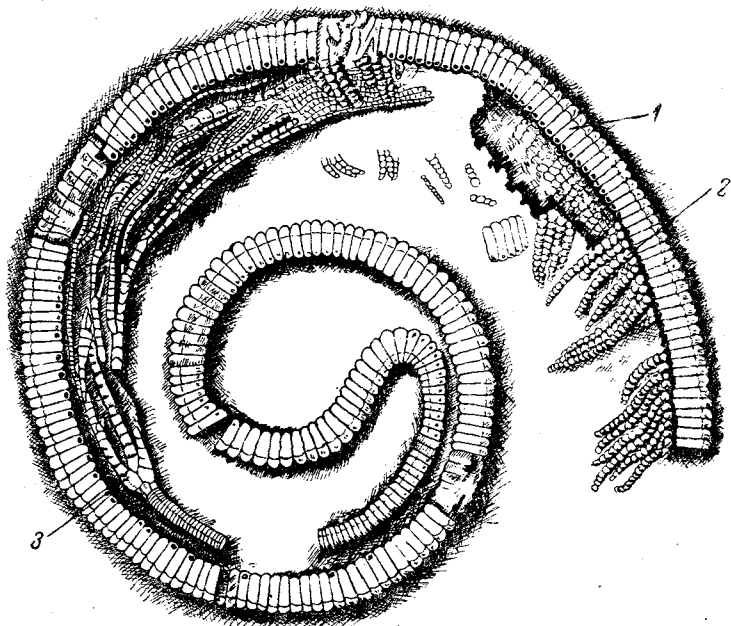


Рис. 95. *Herpetocrinus fletcheri* в его естественном, закрученном положении.

1 — стебелек; 2 — cirri, расположенные рядами; 3 — чашечка лилии с лучами (по Бадеру).

занимает центр аборальной стороны тела, ибо centrodorsale Crinoidea представляет собой верхний членник стебелька, сливающийся с чашечкой.

По количеству венчиков пластинок, образующих стенки чашечки, морские лилии часто делятся на две большие группы *моноциклических* и *дициклических* (рис. 96). У моноциклических мы имеем над центродорзальной пластинкой типично два венчика пластин: пять интеррадиально лежащих basalia и пять расположенных выше и чередующихся с предыдущими radialia. У дициклических лилий прибавляется еще третий венчик из пяти infrabasalia, которые лежат ниже basalia и занимают радиальное положение. Кроме этих двух типов принято различать еще *псевдомоноциклических* Crinoidea, у которых infrabasalia исчезли или слились с centrodorsale, хотя след их присутствия еще сохраняется (на-

пример в расположении нервных стволов, или в онтогении, как это видно у *Antedon*). Вопрос о том, какие формы следует считать более примитивными, моно- или дициклические, не поддается окончательному решению. С одной стороны, псевдомоноциклические Crinoidea говорят в пользу того, что моноциклические формы происходят из дициклических посредством утраты венчика *infrabasalia*. С другой стороны, оба основных типа появляются с глубокой древности, тогда как псевдомоноциклическость — редкое явление среди древних форм Crinoidea. Кроме того разница между обоими типами не ограничивается присутствием или отсутствием *infrabasalia*, но и рядом существенных отличий в расположении скелета стебелька, что затрудняет непосредственный переход от дициклических лилий к моноциклическим. Таким образом не меньше оснований для другого воззрения, которое считает *Discyclis* и *Monocyclis* происшедшими независимо друг от друга от древнего корня класса Crinoidea.

Скелет рук. Вслед за *radiale* в каждом луче следует ряд пластинок, относящихся уже к скелету рук. Это так называемые *брахиальные пластинки* (*brachialia*). Они расположены в один ряд, лежат в каждой руке ближе к ее аборальной поверхности и соединяются друг с другом подвижно при помощи особых мышц, образуя таким способом подвижную скелетную ось руки. Нижние из *brachialia* у многих морских лилий могут входить в состав чашечки, причем соответствующая часть руки сливается с чашечкой (*Pentacrinus*, *Antedon*). Руки большинства Crinoidea многократно дихотомически ветвятся, а края амбулакрального желобка, проходящего по всем ветвлениям, усажены рядами отростков рук, или перышек (*pinnulae*). *Brachialia* аборального скелета продолжают и во вторичные ветвления рук и в каждое из перышек. Для лучшего различения *brachialia*, относящихся к ветвям разного порядка, принято обозначать *brachialia* самого основания рук брахиальными пластинками первого порядка, *brachialia* первого развилка — брахиальными второго порядка и т. д.

Как уже сказано, основной порядок расположения — однорядный, причем каждая брахиальная пластинка несет на одной из своих боковых сторон пиннулу. На соседних *brachialia* пиннулы смотрят, чередуясь, в разные стороны, то вправо то влево (рис. 97). Однако у многих морских лилий соседние *brachialia* принимают постепенно форму горизонтальных клиньев, обращенных острыми концами к срединной линии луча, так что линия сочленения ряда *brachialia* при-

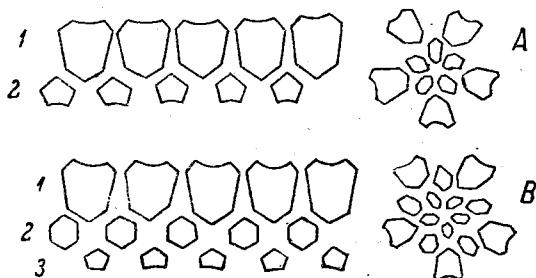


Рис. 96. Диаграмма чашечек морских лилий моноциклического (А) и дициклического (В) типа.

1—radialia; 2—basalia; 3—infrabasalia (по Бадеру).

нимает вид зигзага. Затем каждая пара brachialia испытывает дальнейшее выклинивание в стороны, располагаясь на одном уровне. В результате этого процесса однорядное расположение brachialia переходит в двурядное. Сравнительноанатомическое исследование скелета рук обнаруживает ряд других закономерных изменений, связанных между собой всеми возможными переходами. Так, обе brachialia одной пары могут сливаться, так что вторично получается однорядное расположение брахиальных пластин. Его, однако, сразу можно узнать по присутствию на каждой сложной brachialia двух нерышек. Далее, могут сливаться две или три лежащих друг за другом сложных brachialia: получаются brachialia, состоящие из четырех или шести первичных пластин.

Такие же слияния, следует заметить, могут происходить и между пластинками чашечки, вследствие чего число пластинок в каждом венчике с пяти может низводиться до трех и даже до двух.

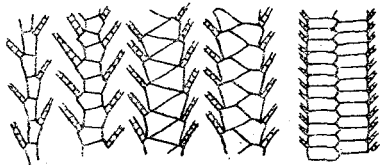


Рис. 97. Переход от однорядного к двурядному расположению брахиальных пластинок у Crinoidea (по Бадеру).

Эти последние примеры показывают, что в скелете Crinoidea несомненно идет в ряде случаев процесс олигомеризации.

Оральный скелет морских лилий, особенно у современных лилий, состоит из очень ограниченного числа компонентов. Типично оральный скелет самого тела, или чашечки, образован пятью ораль-

ными пластинками (oralia), покоящимися в общей мягкой коже. Оральные пластинки имеют интеррадиальное положение. У многих вымерших и части современных Crinoidea пять оральных пластинок хорошо развиты, окаймляют края свободно открытого типа и явственно разделены друг от друга (Nyocrinidae, часть Rhizocrinidae, Holopodidae). У других ископаемых форм (Monocyclica Inadunata) оральные пластинки сильно разрастаются и сливаются краями, образуя над ртом сплошной купол; доступ ко рту имеется лишь через особые отверстия у основания оральных пластинок. Напротив, у многих современных морских лилий (Pentacrinidae, Comatulidae) происходит обратный процесс — редукция оральных пластинок. Они еще присутствуют на ранних стадиях развития, но затем совершенно исчезают.

В промежутках между оральными пластинками от рта отходят пять амбулакральных желобков, переходящих затем с чашечки на оральную поверхность рук животного. Эти желобки у многих Crinoidea (но не у Comatulidae, у которых оральный скелет во взрослом состоянии совершенно отсутствует) прикрыты двумя двойными рядами небольших пластиночек, входящих в состав орального скелета. Пластинки одного двойного ряда поддерживают с боков стенки амбулакрального канала. Их зовут боковыми пластинками, а по своему положению они, по мнению Mc Bride (1906), скорее всего

отвечают *ambulacralia* морских звезд. Над ними сидит с каждой стороны желобка ряд подвижно сочлененных с предыдущими *кроющих пластинок*. Последние, спускаясь над желобком, могут очень плотно прикрывать его в виде свода. Положение «кроющих пластинок» позволяет сравнивать их с *adambulacralia* морских звезд, которые несколько сместились к оральной стороне и нависли над амбулакральным желобком.

Кроме этих наиболее существенных и первичных элементов орального скелета в него входят иногда менее постоянные вторичные пластинки, каковы анальные, интербрахиальные и некоторые другие.

Классы *Asteroidea* и *Ophiuroidea*

Классы *Asteroidea* и *Ophiuroidea* начинают собой серию иглокожих, вполне перешедших к свободному образу жизни. Соответственно с этим у них происходит перемена ориентировки главной оси тела, которая обращена книзу не своей аборальной, а оральной стороной.

Ввиду превалирования лучей над диском скелет класса *Asteroidea*, главным образом, развит в лучах. Лучи по нижней своей стороне выемчаты, несут амбулакральную бороздку, занятую ножками. Основу всего скелета образуют два ряда пластинок, прикрывающих эту бороздку в виде свода и подвижно сочлененных друг с другом (рис. 90, D). Это — *ambulacralia*. *Ambulacralia* пронизываются порами, ведущими от ампул к ножкам, причем эти поры образуются в виде двух выщербин на соприкасающихся сторонах *ambulacralia* двух соседних пар. Поры большей частью лежат в два ряда, но у *Asteriidae* и *Heliasteriidae* — в четыре. Каждая пара *ambulacralia* нередко обозначается названием «позвонка». *Ambulacralia* лишены каких бы то ни было придатков поверхностного скелета.

Снаружи и снизу к *ambulacralia* прилегают два ряда *adambulacralia*. Их столько же, и они по положению либо строго совпадают с *ambulacralia*, либо чередуются с ними. *Adambulacralia* всегда снабжены шипами, которые располагаются в один или два ряда.

Изредка (*Astropectinidae*, многие *Linckiidae*) над *adambulacralia* помещаются скрытые внутри луча маленькие *superambulacralia*. Наконец боковые края лучей (которые мы тоже относим к оральной стороне) прикрыты маргинальными пластинками. Если их один ряд, то это просто *marginalia*, если два расположенных друг под другом, — то *infero-marginalia* и *supero-marginalia*.

Иногда в промежутке между *adambulacralia* и *marginalia* лежит ряд мелких вентро-латеральных пластинок.

Достигая диска, амбулакральные и адамбулакральные пластинки участвуют в образовании его покрывки с нижней стороны. При этом они, окружая рот, образуют так называемый перистомальный, или околоротовой скелет. В образовании этого скелета принимает участие первая пара *adambulacralia* и две первых пары *ambulacralia*. Первые *adambulacralia* двух соседних лучей, тесно соприкасаясь, дают так

называемые ротовые углы, выдающиеся по направлению ко рту, или ротовые пластинки, усаженные шипами.

Кроме амбулакрального скелета в состав скелета диска входит еще пять интеррадиально расположенных (в углу между ротовыми *adambulacralia*) промежуточных (*intermedia*, или *interbrachialia*) пластин, снаружи не заметных.

Аборальный скелет морских звезд (рис. 98 и 99) состоит прежде всего из нескольких групп вполне определенно расположенных известковых пластинок, которые возникают очень рано во время онтогенеза и образуют то, что можно назвать основным скелетом. Однако эти пластинки, даже в том случае, если они сохраняются у взрослого животного, занимают лишь небольшую часть его аборальной поверхности. Остальная же часть поверхности занимает гораздо менее постоянным в расположении своих частей вторичным скелетом. Во многих случаях последний распылен на громадное количество анастомозирующих между собой очень мелких окостенений, в виде палочек, перекладин и т. п.

Рис. 98. Скелет аборальной стороны морских звезд.
1 — centrale; 3 — radialia; 4 — interradaia (по Л ю д в и г у).

Основной скелет. Самый центр аборальной поверхности занят единственной *центральной* пластинкой (*centrale*). Прочие элементы основного скелета располагаются вокруг нее в виде венчиков по пяти пластинок в каждом (если число лучей звезды становится выше пяти, то, соответственно с этим, возрастает и число пластинок в венчиках). Чаще всего таких венчиков два. Один венчик состоит из пяти *радиальных* пластинок (*radialia*), тогда как другой образован пятью *пластинками*, лежащими в интеррадиусах.

Эти пластинки сравнивались с базальными пластинками чашечки *Crinioidea* (см. дальше), причем к ним прилагалось и то же название (см., например, *Perrigier*). Однако в виду того, что это сравнение

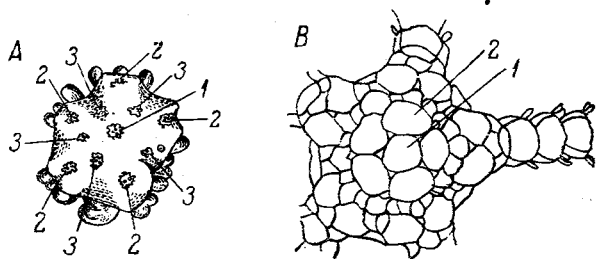
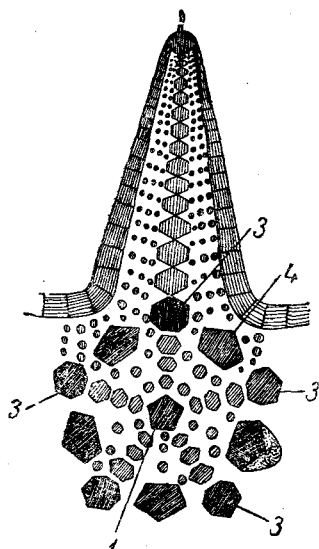


Рис. 99. А — аборальная сторона молодой звезды *Asterina gibbosa*.

1 — centrale; 2 — terminalia; 3 — basalia.

В — аборальная сторона офиуры *Pectinura*.

1 — centrale; 2 — radialia (из Д о г е л я).

лишено достаточного основания, правильнее применять к указанным пластинкам более индифферентный термин *интеррадиальных* (interradialia).

В тесной связи с одной из интеррадиальных пластинок возникает так называемая *мадрепоровая* пластинка, ведущая в каменистый канал амбулакральной системы. В некоторых случаях она образуется простым изменением одной из interradialia, в других возникает в виде самостоятельного окостенения кнаружи от последней (и тогда или сливается, или не сливается с соответствующей интеррадиальной пластинкой).

Все поименованные пластинки образуют основной скелет диска.

Кроме того к основному аборальному скелету относятся пять *терминальных* пластинок (terminalia), закладывающихся очень рано у молодой звезды соответственно с зачатками ее лучей и занимающих конец аборальной поверхности каждого луча. Особенно крупны они у *Pentagonasteridae*, напротив, крайне мелки у многих *Velata* и др. Terminalia представляют собой вполне самостоятельный и примитивный элемент скелета.

Вторичный аборальный скелет. Перечисленные ранее пластинки основного скелета диска вначале тесно сближены и занимают центр диска. По мере вырастания животного radialia и interradialia отодвигаются от центральной пластинки к краям диска, причем между ними и центральной пластинкой вставляется большее или меньшее количество элементов вторичного скелета.

Так, между radialia и centrale, с одной стороны, и между radialia и terminalia соответствующих лучей, с другой, вставляется ряд *вторичных* radialia. Они хорошо заметны у молодого животного; во взрослом же состоянии — лишь редко отличимы от других пластинок аборальной поверхности. Пять вторичных radialia, прилегающих к первичным с их внутренней (обращенной к центру диска) стороны, получают от некоторых авторов (Perrier, Sladen) название *infrabasalia* и приравняются к инфрабазальным пластинкам чашечки *Crinoidea*. Однако значительно более позднее появление их, по сравнению с пластинками основного скелета, мешает подобному гомологизированию и вынуждает нас относить их к категории пластинок вторичного скелета.

Вся остальная поверхность диска и лучей занимается многочисленными *дорзо-латеральными* пластинками (dorsolateralia).

Наконец в остающихся между всеми поименованными элементами основного и вторичного скелета пространствах могут располагаться очень многочисленные мелкие *дополнительные* пластинки. Они имеют вид палочек, перекладин, трабекул и соприкасаются между собой под разными углами. Во взрослом состоянии пластинки основного скелета могут становиться неотличимыми от этих мелких элементов, и тогда вся аборальная поверхность животного покрыта сплошной сетью тонких скелетных перекладин, от которой поднимаются кверху составные части поверхностного скелета (паксиллы, педицеллярии и т. д.).

Скелет класса *Ophiuroidea* имеет ряд точек соприкосновения с таковым *Asteroidea*, но во многих отношениях вторично видоизменен; особенно это касается скелета лучей.

Скелет лучей *офиур* всегда складывается прежде всего из четырех рядов поверхностных щитков: *laminae ventrales*, *laterales* и *dorsales*, покрывающих луч со всех сторон (рис. 100, А). Только у *Euryalia* пластинки отсутствуют, и руки обтянуты мягкой кожей. *Ventralia* образуют один ряд, причем между ними могут иногда вдаваться своими краями боковые пластинки. Как видно из описания, *laminae dorsales* должны быть отнесены к скелету аборальной,

а не оральной стороны. *Lateralia* — единственные из пластинок, несущие иглы.

Кроме вышеуказанных поверхностных пластин, имеется еще глубокий скелет из двух рядов пластин, которые, сливаясь друг с другом неподвижно по медианной линии луча, дают в результате один ряд «позвонков». Таким образом каждый членик луча складывается из шести пластин. Пластины позвонка лежат по оси луча. У *Ophiocelus* (рис. 100, В) обе пластинки позвонка еще едва соприкасаются. Позвонки сочленяются друг с другом подвижно, подобно настоящим позвонкам, при помощи бугров на сочленовной поверхности одного, входящих в ямки другого. Обыкновенно проксимальная поверхность каждого позвонка снабжена буграми, а дистальная — ямками. Каждый позвонок пронизан двумя отверстиями, через которые проходят каналы к амбулакральным ножкам.

При сравнении скелета лучей *Ophiuroidea* и *Asteroidea* удается установить полную гомологию позвонков *Ophiuroidea* с амбулакральными пластинками *Asteroidea*. Это доказы-

вается развитием их, парностью элементов позвонка и их пронизанностью амбулакральными канальцами. Позвонки *Ophiuroidea* суть погружившиеся в глубь луча и занявшие осевое положение *ambulacralia*. Несколько труднее поддаются толкованию боковые пластинки, которые большинством авторов считаются за *adambulacralia*. В таком случае брюшные пластинки суть образования *sui generis*.

Перистомальный скелет. Рот образует пять радиальных выемок, между которыми выдаются интеррадиальные *ротовые углы*. Каждый угол образован преимущественно за счет двух *ossa angularia oris*, из которых каждая, как показал еще J. Müller, происходит слиянием двух пластин. Эти пластины, по толкованию Ludwig, суть *adambulacralia* и *ambulacralia*. Что касается *ambulacralia*, то они скрыты под *ossa angularia* и имеют

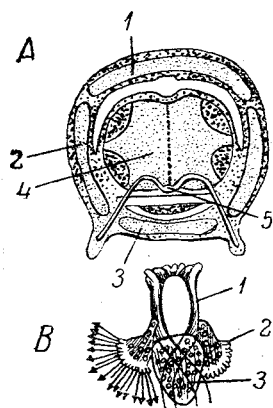


Рис. 100. А — поперечный разрез луча офиуры. 1 — dorsale; 2 — laterale; 3 — ventrale; 4 — ambulacrale; 5 — радиальный амбулакральный канал, посылающий канальцы к ножкам.

В — пластинки луча офиуры *Ophiocelus umbrella*.

1 — ambulacrale; 2 — laterale; 3 — dorsale (по Бадеру).

вид десяти небольших peristomalia (по L ü d w i g, но не по Z u r S t r a s s e n, который не считает их за дериваты скелета рук). По свободному краю каждого ротового угла, обращенному ко рту, залегает вертикальная балка — torus angularis (слитая из нескольких), на которой сидят в несколько рядов зубы, движущиеся либо пассивно, либо при помощи особых мышц. В интеррадиусах лежат по краям рта пять ротовых щитков, которые можно приравнять пяти intermedia у Asteroidea. Один из них играет роль мадрепорита. У Asteroidea эта первая пластинка интерамбулакрального скелета мало отличается от других, у Ophiuroidea она отличается своим мощным развитием.

Аборальный скелет Ophiuroidea (рис. 99, B) в общих чертах напоминает таковой морских звезд. У молодых офиур имеется явственное centrale, пять radialia и пять terminalia. Кроме них могут возникать еще два венчика интеррадиально расположенных и один венчик радиально расположенных пластинок. Из этих эмбриональных пластин у офиур чаще всего сохраняются centrale и то одни, то другие из остальных.

Попытки гомологизировать друг другу части аборального скелета разных классов Echinodermata, которые так охотно делались во второй половине XIX в., заслуживают мало доверия. Одинаковость положения тех или иных пластин во взрослом состоянии дает чересчур легковесный критерий для сравнения. Необходимо, помимо этого, знание онтогении сравниваемых элементов. Но даже при одинаковости закладки всегда остается возможность конвергенции в формировании пластин у разных классов Echinodermata. С большим правом, чем остальные, можно сравнивать centrale и terminalia Ophiuroidea с одноименными им образованиями у морских звезд.

Кроме вышеуказанных пластинок на аборальной стороне офиур имеются еще различным образом расположенные дополнительные пластиночки как на диске, так и на лучах.

Нами уже ранее указывалось, что срединная аборальная линия каждого луча занята рядом спинных пластинок (dorsalia). У некоторых офиур наступает редукция скелета. В таком случае аборальная поверхность диска затянута почти сплошь мягкой кожей (*Ophiomura*, большинство Cladophiurae). У Cladophiurae и некоторых других dorsalia исчезают, заменяясь мельчайшими известковыми тельцами.

Класс Echinoidea

Echinoidea обнаруживают некоторую маскировку пятилучевой симметрии вследствие того, что тело их принимает шаровидную форму. Последняя получается как бы загибанием шаровидной морской звезды на аборальную сторону и их схождением вокруг центральной порошницы. Вследствие этого оральные скелет ежей простирается далеко на аборальную сторону. Пластинки этого скелета у громадного большинства Echinoidea срастаются друг с другом

своими краями, хотя их границы и намечены в виде швов. Таким путем получается крепкий сплошной панцырь. У современных Echinoidea он складывается из двадцати рядов меридиональных пластин, расположенных в десять лент по два ряда на ленту. Пять из лент образованы амбулакральными, пять других, чередующихся с ними, образованы интерамбулакральными пластинками. У палеозойских ежей такой строгой фиксированности числа рядов пластин в амбулакрах и интерамбулакрах еще нет. Число амбулакральных рядов варьирует между двумя и двадцатью рядами пластинок. В интерамбулакрах число рядов колеблется у ископаемых ежей

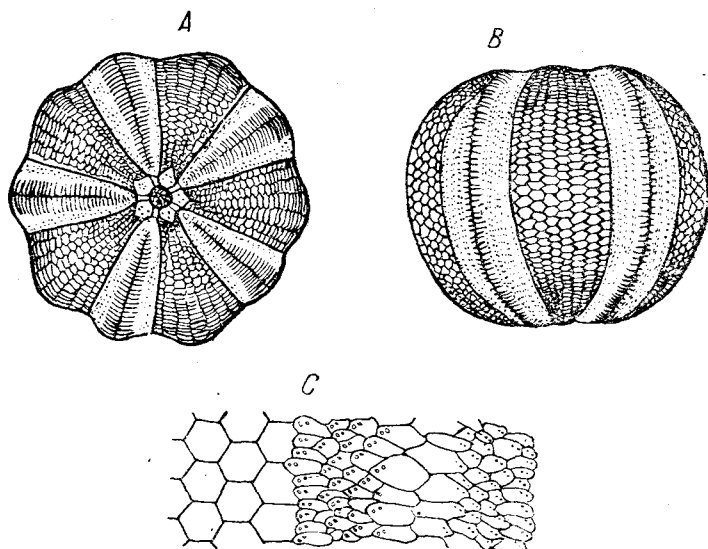


Рис. 101. Морской еж *Melonites* из группы Palaeoechinoidea; А — с абораляного полюса; В — сбоку; С — часть амбулакральной полосы (немного увеличено) (из Яковлева).

от трех до четырнадцати (рис. 101). Правда, имеется один род — нижнесилурийский *Bothriocidaris*, у которого в интерамбулакрах имеется всего по одному ряду пластин, т. е. меньше чем у современных ежей. Однако Mortensen на основании ряда признаков отрицает принадлежность *Bothriocidaris* к ежам, относя его к сильно-специализированным Cystoidea. Распространенность олигомеризации и редкость полимеризации в животном царстве говорят в пользу этой точки зрения.

Итак, начиная с мезозойских, т. е. собственно уже с пермских, Neoechinoidea число рядов в лентах уменьшается до двух и упорядочивается.

У молодых ежей всегда, а нередко и у взрослых, амбулакральные пластинки малы и несут всего одну пару отверстий, ведущих к ножке

(к каждой ножке у ежей подходит два канальца). Число таких *первичных* пластинок может, как сказано, сильно варьировать у разных ежей, причем в общем наблюдается тенденция к слиянию их в более крупные *сторичные* пластинки, о сложной природе которых мы узнаем по числу находящихся на них двойных пор. Воедино могут сливаться три — шесть и до двенадцати пластинок. Слияние прогрессирует от наиболее примитивных форм (*Cidaridae*) по направлению к более специализированным. По разному положению пор в сложных пластинках различают несколько типов слияния: *цидароидный*, *диадемоидный*, *эхиноидный* и другие.

Очень интересную особенность обнаруживают амбулакральные (и интерамбулакральные) пластинки семейства *Echinothuridae*. Их одиночные пластиночки не сливаются друг с другом краями, но разделены участками голой кожи и лишь слегка находят друг на друга черепицеобразно. Изнутри к ним прикрепляются мощные радиальные мускулы. Вследствие подобного устройства пластинки могут перемещаться одна относительно другой и контуры тела несколько изменяться.

Другие изменения мы находим в амбулакрах неправильных ежей, где *anus*, а часто и рот теряют свое центральное положение. У отряда *Clypeastoidea* только *anus* испытывает смещение из центра аборальной стороны. У громадного большинства представителей отряда *Spatangoidea* смещение затрагивает и рот, причем животное приобретает явственно билатеральное строение. Рот смещается к краю тела по направлению одного из радиусов, который зовут передним, а *anus* — по одному из интеррадиусов, который зовется задним. Хотя *anus* и покидает центр верхней стороны, но концы амбулакров попрежнему остаются в центре верхнего полюса, а нижние концы их следуют за ртом. Вследствие этого наступает асимметричность амбулакров. Передний амбулакр и оба переднебоковых сильно укорачиваются из-за смещения рта, тогда как оба заднебоковых амбулакра сильно вытягиваются. Кроме того не все пластинки амбулакров аборальной стороны сохраняют поры, а лишь верхние, которые образуют вокруг

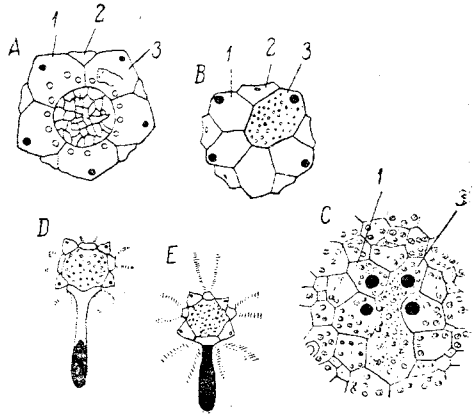


Рис. 102. А — аборальная система пластинок у *Echinus esculentus*;

В — аборальная система у *Discoidea conica*;
С — у *Spatangus purpureus*.

1 — половые пластинки; 2 — глазные пластинки;
3 — madreporит.

Д — у *Clypeus sinuatus*; Е — у *Pygaster umbrella*

(по Вадеру).

центра аборальной стороны красивый пятилепестковый или (в случае недоразвития переднего амбулакра) четырехлепестковый рисунок (petalodium).

Интерамбулакральные пластинки устроены более однообразно. Они обыкновенно крупнее амбулакральных и лишены пор, а несут на себе только многочисленные разной величины сочленовные бугорки для игол и педицеллярий. У Irregularia некоторые из пластин заднего интеррадиуса, расположенного позади ротового отверстия, сильно разрастаются и образуют labrum (первая пара), sternum (вторая и episternum (третья).

Перистомальный скелет. Нижние аборальные двадцать пластинок панцыря несколько заггибаются своими нижними краями в полость тела. Загнутые края пяти пар interambulacralia низки, края же пяти пар ambulacralia вытягиваются в так называемые ушки, которые служат для прикрепления мышц, идущих к жевательному аппарату. Вокруг самого рта имеется площадка мягкой кожи — перистом, который у некоторых форм не содержит никаких специальных пластинок. У большинства Echinoidea на этой площадке имеется пять пар пластинок, пронизанных каждая парой отверстий и несущих на себе пять пар ротовых амбулакральных ножек. Очевидно в этих пластинках следует видеть ambulacralia, которые вырвались из состава панцыря и перешли на перистом. У Cidaridae и Echinothuriidae здесь лежит даже серия маленьких двухпоровых амбулакральных пластиночек.

К скелету оральной стороны следует отнести еще жевательный аппарат, или *аристотелев фонарь* (рис. 195). Это приспособление sui generis, характерное только для Echinoidea и состоящее из нескольких десятков известковых пластинок, которые при помощи мышц соединяются в подвижную систему рычагов. Самое важное значение в фонаре имеют пять пластинок долотообразной формы, которые своими острыми концами выдаются из рта и образуют зубы. Упомянутая система рычагов и служит для приведения в движение этих зубов. Высшей степени своего развития аристотелев фонарь достигает у правильных ежей (Regularia), у Clupeastroidea он уже редуцирован (некоторые скелетные компоненты уже отсутствуют), а у Spatangioidea совершенно исчезает.

Соответственно с чрезвычайно сильным развитием орального скелета, *аборальный скелет* Echinoidea крайне редуцирован и низводится до небольшой площадки, окружающей anus. Этот участок аборального полюса прежде всего состоит из перипрокта, или площадки мягкой кожи с рассеянными в ней мелкими известковыми пластинками. В центре перипрокта помещается анальное отверстие. Перипрокт окружен двумя венчиками пластин, по пять пластин в каждом. Один из венчиков образован пятью небольшими радиально лежащими пластинками. Им давались весьма различные названия. Наиболее частое название их *глазные пластинки* вызвано тем обстоятельством, что над ними располагается по элементарному «глазку», нерв которого пронизывает соответ-

ствующую пластинку. Другой венчик из пяти интеррадиально лежащих *половых пластинок* несет на себе отверстия половых желез. Одна из половых пластинок вместе с тем является и мадрепоритом. Следует заметить, что принадлежность обоих описанных венчиков пластин к аборальному скелету оспаривается некоторыми исследователями (Mc Bride), считающими их за концевые элементы в рядах пластин орального скелета.

Описанного типа аборальная система пластин, в которой anus вполне замкнут внутри двойного венчика *ocularia* и *genitalia*, называется *эндоциклической* и имеется у правильных ежей (*Regularia*).

От этой наиболее типичной картины имеется ряд отступлений (рис. 102).

Аборальное поле сравнительно велико у молодых ежей и у более примитивных семейств (*Cidaridae*). Перипрокт затянут кожей и покрыт мелкими перипроктальными пластинками. У *Palaeoechinoidea* и *Cidaridae* перипрокт вполне прикрыт многочисленными толстыми и угловатыми пластинками. У большинства ежей в перипрокте сохраняются лишь диссоциированные и нередко низведенные до степени гранул пластинки; у некоторых видов *Diadema* пластинки перипрокта даже совсем исчезают, и последний становится кожистым. Однако у некоторых других *Diadematidae* в перипрокте возникают, повидимому, вторичные крупные пластинки, целиком прикрывающие перипрокт; anus же смещается к краю перипрокта. У семейства *Arbaciidae* перипрокт закрыт четырьмя пластинками, а у семейства *Saleniidae* даже одной, и притом пятиугольной (ср. *Cystoidea*). Все эти более примитивные формы, у которых anus находится в пределах перипрокта, относятся к эндоциклическому типу; когда же anus выходит из перипрокта и смещается назад как у *Irregularia*, анальная система становится эктоциклической.

Помимо перипрокта в аборальный скелет входят, как сказано, два венчика пластинок: *глазные* и *генитальные*, или половые. Одна из генитальных пластинок является вместе с тем и *мадрепоровой*. Мадрепоровую пластинку *Loven* помещает в правом переднем интеррадиусе. У *Pygaster* (*Holactypina*) anus уже вытесняется за пределы перипрокта, хотя еще и соприкасается с ним. У *Clypeus* он уже совсем отходит от аборальной системы, и то же наблюдается у других *Clypeastroidea* и у всех *Spatangoidea*. Параллельно с этим происходит изменение венчиков пластинок. Первый шаг обнаруживает *Holactypus*, где, несмотря на уход anus, в аборальных венчиках остаются все пластинки; только задняя генитальная теряет отверстие в связи с тем, что сохраняются лишь четыре гонады. Далее задняя генитальная выпадает совсем (*Spatangus*). Наконец еще одно изменение связано с вытягиванием тела морских ежей в передне-заднем направлении. Четыре половых пластинки *Spatangoidea* прижимаются друг к другу и совершенно отделяют три передних глазных пластинки от двух задних. Иногда (*Collyrites*) последние даже отделены от всех прочих пластинок рядами амбулакральных пластин. Наконец у *Clypeastroidea* может, повидимому, происходить

слияние всех генитальных пластинок, окруженных венчиком мелких глазных пластинок. Интересно, что у многих *Palaeoechinoidea* каждая генитальная пластинка пронизана не одним, а двумя-тремя половыми отверстиями; это указывает на первоначальную множественность половых пластинок. Гомологизация скелета *Echinoidea* скелету прочих классов крайне трудна. Можно, пожалуй, говорить лишь о гомологии амбулакральных пластинок; адамбулакральные, столь распространенные у прочих иглокожих, у ежей отсутствуют.

Во время развития на правой (будущей аборальной) стороне личинки сначала закладываются три пластинки; одна из них окружает спинную пору, из чего видно, что они отвечают базальным пластинкам *Ophiuroidea* и дают впоследствии генитальные пластинки. Позднее закладываются еще две таких же пластинки. Еще позже появляются пять так называемых терминальных пластинок, из которых происходят глазные пластинки ежа.

Поверхностный скелет Echinodermata

Поверхностный скелет может быть рассмотрен одновременно для всех классов *Echinodermata*. Он состоит из неподвижных или подвижно сочлененных с основным скелетом выростов, стоящих перпендикулярно к поверхности тела. Самая обычная форма этих выростов — иглы, изменением которых могут быть произведены другие формы поверхностного скелета. Достигая наибольшего своего развития у *Echinoidea*, поверхностный скелет совершенно отсутствует у *Crinoidae*.

Иглы *Echinodermata* чрезвычайно разнообразны по форме. Чаще всего это конические, заостренные к концу известковые палочки, подвижно сочлененные с пластинками основного скелета. Это сочленение устанавливается при посредстве вогнутого в виде чашечки основания иглы, которой отвечает на основной пластинке суставной бугорок. Особенно хорошо выражены эти бугорки на панцире *Echinoidea*. Основание иглы окружено цилиндрической мантией из мышц, идущей от иглы к основному скелету и обслуживающей движение иглы в разные стороны; этот двигательный аппарат опять-таки лучше всего развит у *Echinoidea*. У *Ophiuroidea* иглы в своем расположении ограничиваются почти исключительно боковыми пластинками рук (*lateralia*), тогда как у звезд они иногда, а у ежей почти всегда покрывают всю аборальную поверхность животного. У *Ophiuroidea* и *Asteroidea* иглы большей частью коротки, а иногда превращаются в маленькие чешуйки, прилегающие к телу.

Наибольшее разнообразие игл наблюдается у морских ежей. Нередко иглы у каждого вида дифференцированы по величине на две категории: главные и побочные. Главные иглы достигают иногда громадной длины, в несколько раз превышая диаметр тела (*Salenia hastigera*); у других видов они превращаются в массивные булавы, под тяжестью которых животное едва двигается (*Echinus mamillatus*). Такие же толстые, но короткие иглы иногда столь густо по-

крывают тело, что тесно соприкасаются друг с другом краями, образуя вокруг тела толстый второй защитный панцирь (*Echinus atratus*). Наконец у *Asthenosoma* и некоторых других на интерамбулальных пластинках имеется пять двойных рядов игол, отличающихся ярким голубым цветом и снабженных у своего конца ядовитой железой. Укол этих игол очень болезнен, напоминая боль от ужаления пчелой. Служа обыкновенно для защиты животного, у некоторых *Cidaridae* иглы превращаются в органы движения, на которых еж передвигается как на ходулях.

Среди звезд мы встречаем формы, где простые иглы заменяются целыми пучками, или снопами, игол, отходящими от общего основания (*Solasteridae*). От такой формы игол имеются переходы в двух направлениях. Иглы упомянутого пучка соединяются кожистой перепонкой, так что сноп превращается в зонтик (*Pteraster*), а соседние зонтики, сливаясь своими краями, образуют над абсорбальной поверхностью тела сплошной кожистый навес, или палатку. Другим изменением снопов игол являются «паксиллы» *Astropectinidae*, *Porcellanasteridae* и *Archasteridae*. При этом основание снопа вырастает в столбик, а сам сноп раскидывается вокруг конца столбика в горизонтальной плоскости в виде венчика радиальных игол.

П е д и ц е л л я р и и представляют собой иглы, изменившиеся в разной формы щипчики. Педицеллярии имеются у *Asteroidea* и *Echinoidea*, достигая у последних высшего своего развития.

Среди звезд, *Asterina* и ее родичи лишены настоящих педицеллярий, но у них имеются особые мелкие иглы, сидящие группами, по две, по три. При раздражении животного эти иглы наклоняются друг к другу своими концами, представляя собой исходную форму присутствующих у других звезд педицеллярий. Все педицеллярии *Asteroidea* можно разбить прежде всего на *сидячие* и *стебельчатые*. Сидячие основанием своим прикрепляются непосредственно к пластинкам основного скелета. Самая простая форма их — «гребенчатые» педицеллярии. Они состоят из двух параллельных рядов маленьких игол, расположенных друг против друга и способных наклоняться друг к другу (*Archasteridae*). У других звезд педицеллярию образует всего одна пара изогнутых известковых палочек, расположенных одна против другой, так что получаются двуветвистые щипчики. Если обе ветви щипчиков коротки и очень широки, в виде двух плоских пластинок, педицеллярию называют «кланообразной».

С т е б е л ь ч а т ы е п е д и ц е л л я р и и звезд сидят на невысоких мясистых бугорках, служащих им стебельком и состоят из захлопывающихся щипчиков, подвижно прикрепленных к небольшой основной пластинке. Эти педицеллярии (рис. 103) могут быть устроены либо по типу клещей, когда обе ветви щипчиков перекрещиваются, либо по типу пинцета, когда этого перекрещивания нет, и ветви щипчиков просто приближаются и отодвигаются друг от друга. Действием педицеллярий заведует три пары мышц: две — для захлопывания их и одна — для раскрытия. Кроме того сильный мускул заведует

прикреплением стебельчатых педицеллярий к самому панцирю животного.

У Echinoidea педицеллярии рассеяны по всему телу; они имеются даже на окологротовой перепонке, а у *Heterocentrotus* и на кожных жабрах.

Обыкновенно различают четыре главные разновидности педицеллярий. Все педицеллярии ежей относятся к стебельчатым. В общем они напоминают таковые звезд, отличаясь, главным образом, тем,

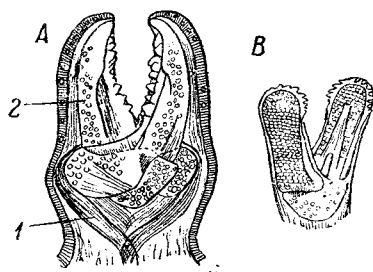


Рис. 103. Педицеллярии морской звезды *Asterias glacialis*. А — форма с перекрещенными основаниями щипчиков.

1 — мышцы; 2 — скелетные пластинки щипчиков.

В — форма неперекрещенная (по Кен о).

что их щипчики состоят из трех ветвей. «Трезубые» педицеллярии (*p. tridentatae*) обладают прямыми ветвями щипчиков, с двумя рядами мелких зубчиков по краю каждой ветви. «Почкообразные» педицеллярии (*p. gemmiformes*) обладают в каждой своей ветви двумя ядовитыми железами, протоки которых открываются на концах щипчиков. «Педицеллярии чистильщицы» (*p. trifoliatae*) имеют ветви в виде широких плоских листьев. «Змееголовые педицеллярии» (*p. orphicephalae*) с вздутыми и напоминающими слегка змеиную голову ветвями щипчиков.

В мясистом стебельке всех педицеллярий находится известковая опорная ось. Снаружи все придатки

поверхностного скелета обтянуты слоем соединительной ткани и покровным эпителием.

Физиологическая функция педицеллярий была подробно исследована U e x k ü l l (1899). Относительно трезубых педицеллярий он полагает, что главной их функцией является схватывание и умерщвление различных мелких личинок сидячих животных, которые без этого поселились бы на покровах ежа. Ядовитые педицеллярии приводятся в действие, когда животному грозит более серьезная опасность, например нападение морской звезды. Наконец педицеллярии-чистильщицы захватывают различные частицы грязи, попадающие на тело ежа, и растирают их в порошок, который затем удаляется с тела биением ресниц эпителия.

Общее о скелете Echinodermata

Первоначальная закладка скелета иглокожих происходит по тому же способу, как у *Ostocorallia*. Быть может таким же диффузным был скелет и у предков Echinodermata. У голотурий диффузность скелета имеет вторичный характер. Она есть результат возвращения к свободному образу жизни и связана с усилением способности к движению, которое тормозится массивным скелетом.

У прочих иглокожих происходит слияние первоначальных разбросанных спикул в более крупные известковые пластинки. Усиление скелета было связано с переходом к сидячему образу жизни, который, кроме того, содействовал развитию радиальной симметрии. Скелет показывает, что вначале окончательный тип лучистого строения не вполне установился, и наиболее древние иглокожие обнаруживают колебания между трех-, четырех- и пятилучевой организацией. Последняя упрочняется, лишь начиная с Thescoidea, Blastoidea и Crinoidea. Параллельно с этим процессом происходит постепенная олигомеризация числа скелетных пластинок и упорядочение их положения. Олигомеризация заметна как при переходе от класса к классу (например от Cystoidea к Blastoidea и Crinoidea), так, особенно, в пределах одного класса (см. Echinoidea). Скелет Asteroidea, Ophiuroidea и, особенно, Echinoidea обнаруживает влияние возвращения к свободному образу жизни. Проведение гомологий между отдельными пластинками скелета у разных классов удается лишь в редких случаях.

ТИП ХОРДОВЫХ (Chordata)

ПОДТИП ГЕМИХОРДОВЫХ (HEMICHORDA)

Относящийся сюда единственный класс Enteropneusta обладает двоякого рода опорными образованиями. Прежде всего к ним относится *спинная струна*, или *нотохорд*. Нotoхорд Enteropneusta представляет собой выпячивание кишечника, вдающееся в основание хоботка и столь слабо дифференцированное в опорном смысле, что некоторые авторы не считают даже возможным относить нотохорд Enteropneusta к скелетной системе. Мы рассматриваем его совместно с кишечником.

Кроме того в разных местах тела Enteropneusta на месте соприкосновения двух эпителиев возникают соединительнотканые пограничные образования (ср. стр. 124 у Vermes), которые местами могут достигать большей мощности и прочности, образуя органического состава скелетные пластинки и палочки. Особенно сильного развития достигает у Enteropneusta *скелетная пластинка* хоботка, расположенная между брюшной стенкой основания хоботка и между нотохордом. Пластинка обычно имеет вид продолговатого прямоугольника или даже ленты с двумя короткими передними ушками и двумя длинными задними роженками. Пластинка имеет по отношению к покровам тела тангентально-слоистое строение, говорящее об образовании пластинки за счет наложения на нее с периферии все новых и новых слоев скелетного вещества. Последнее нерастворимо в холодной щелочи и растворяется в горячей. Форма скелетной пластинки и ее отростков у разных родов Enteropneusta несколько варьирует.

Такого же состава и происхождения скелетные вилочки, состоящие из двух или трех ветвей, образуются у Enteropneusta между жаберными щелями в виде специального жаберного скелета.

Подтип оболочников (Tunicata)

Скелетный характер нотохорда, до известной степени проблематичный у Enteropneusta (рис. 104), становится несомненным у Tunicata, где, в случае его наличия, нотохорд получает характер

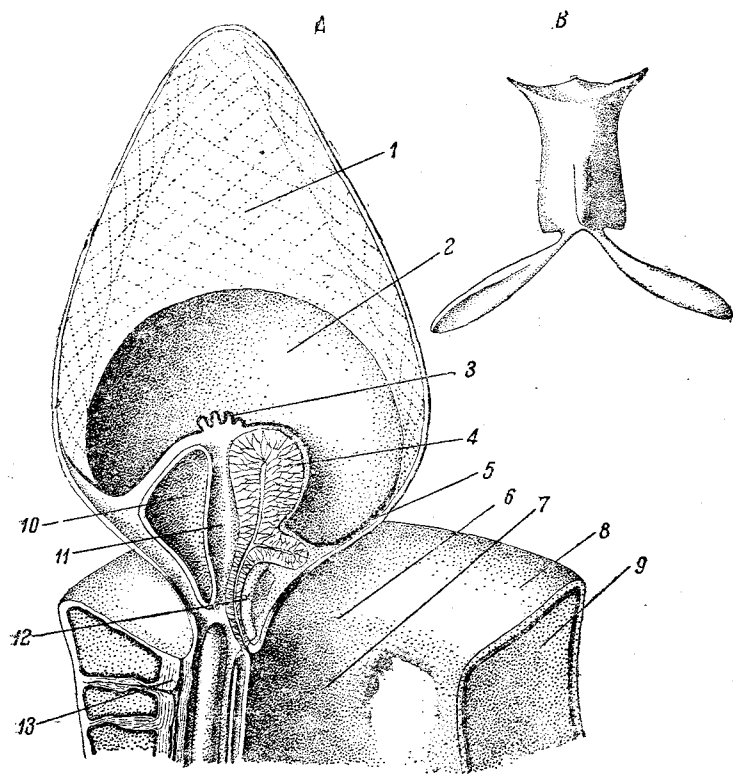


Рис. 104. А — схематический сагиттальный разрез передней части тела *Balanoglossus*.

1 — паренхима хобота; 2 — целом хобота; 3 — glomerulus; 4 — нотохорд; 5 — брюшной выступ нотохорда; 6 — рот; 7 — начало глотки; 8 — воротничок; 9 — целом воротничка; 10 — сердечный мешок; 11 — центральная кровеносная лагуна; 12 — соединительнотканная скелетная пластинка; 13 — спинной нервный ствол воротничка.

В — скелетная пластинка *Ptychodera aurantiaca* (из Деляжа).

настоящей спинной струны — хорды. Впрочем у большинства Tunicata струна является провизорным личиночным образованием и только у Appendiculariae сохраняется во взрослом состоянии.

Спинная струна Tunicata целиком залегает в хвостовом отделе Appendiculariae и личинок Ascidiae и Cyclomyaria. Она имеет вид цилиндрического стержня, занимающего в хвосте осевое положение и проходящего от самого основания хвоста вплоть до его конца.

Струна очень эластична и одета гомогенной соединительнотканной оболочкой.

ОБЩАЯ ТИПОЛОГИЯ СКЕЛЕТА

Можно наметить два главных типа скелета: скелет *наружный* и скелет *внутренний*. Особенно хорошо проводится это деление у Metazoa, где оба типа различаются не только по положению, но и по способу образования. Наружный скелет представляет собой результат секреторной деятельности эктодермы. Внутренний скелет имеет мезодермальное или мезенхиматозное происхождение. У Protozoa критерием для деления остается, главным образом, положение скелета — поверхностное или внутреннее.

НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ

Наружный скелет может строиться по трем главным типам:

1) скелет в виде *раковины*, или *домика*, причем раковина представляет собой местное образование, служащее для укрытия в нем временно выпячиваемых наружу мягких частей тела; 2) скелет в виде *сплошного покрова* — к этой рубрике относится кутикулярный покров, одевающий все тело и повторяющий все неровности его рельефа; 3) скелет в виде *отдельных мелких образований*; встречается исключительно у некоторых простейших.

Скелет — раковина

Скелет из одного куска

Этот скелет встречается у самых разнообразных групп животных: Sarcodina, Mastigophora, Infusoria, Hydrozoa, Scyphozoa, Polychaeta, Mollusca, Tunicata, Brachiopoda, Bryozoa. Скелет подобного типа имеется как у свободноподвижных, так и у сидячих животных, различаясь при этом в обоих случаях своей ориентировкой.

1. Самой простой формой такого скелета является *плоское блюдо*, или *чашечка*. При чашечковидной форме раковина дает лишь частичную защиту для тела, которое целиком не может в нее втягиваться. Расположение скелета этой категории диаметрально противоположно у свободных и сидячих форм.

У свободных животных раковиной прикрыта верхняя, противоположащая субстрату сторона тела. Примерами чашечковидных раковин служат *Cochliopodium* (Rhizopoda Monothalamia), *Patella* (Gastropoda), некоторые Radiolaria Nassellaria.

Иногда домик в виде колпачка имеется даже у насекомых, именно у некоторых своеобразных личинок мух из сем. Mycetophilidae, живущих на гниющем дереве.

Скелет типа чашечки свойствен обычно ползающим животным, причем он защищает тело животного сверху и с боков, но нижняя сторона тела остается открытой. Интересно, что многие представители

данной группы встречаются на твердом, плотном субстрате, к которому они присасываются своей брюшной стороной (*Patella*, *Muscetophilidae*). Здесь таким образом твердый субстрат защищает тело снизу и играет роль как бы крышечки к широкому устью раковины.

У животных сидячих, наоборот, чашечкой закрыта обращенная к субстрату нижняя сторона тела. Самые типичные раковины подоб-

ного рода имеются у Infusoria Suctoria (*Solenophrya*, некоторые *Acineta*), *Tetracorallia* (*Palaeocyclus*), *Hexacorallia* (*Fungia*). Это одна из наиболее слабо защищенных скелетом категорий, ибо даже при вытягивании животного оно остается почти незащищенным сверху, т. е. на стороне, обращенной к внешней среде.

2. Следующий этап развития цельного скелета представляет *мешковидный скелет*. Главное отличие, по сравнению с предыдущей категорией, заключается в том, что здесь все тело животного при сокращении может втянуться в домик, или раковину. Известный переход от первого типа дает *Arcella*, представляющая как бы раковину *Cochliopodium*,

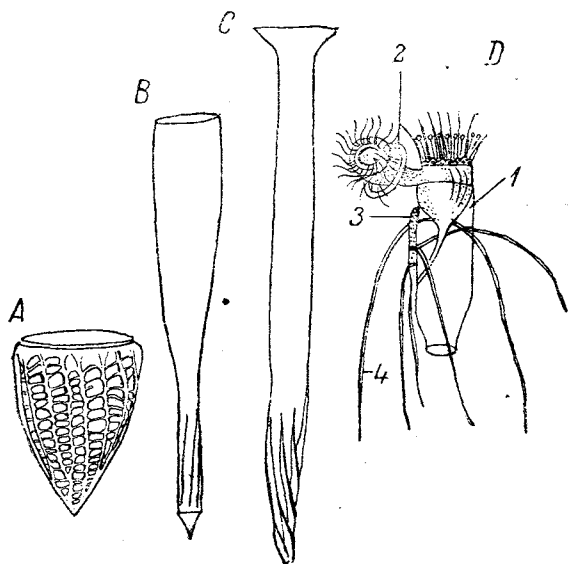


Рис. 105. Различные представители инфузорий Tintinnoidae. A — *Ptychocyclus nervosa*; B — *Xystonella armata*; C — *Tintinnus acuminatus*; D — *Tintinnus inquilinus* (1), прикрепившийся к снабженной волосовидными отростками (4) водоросли *Chaetoceros* (3). Налево виден отделяющийся дочерний индивид с кольцевидным зачатком (2) новой раковины (A—C — по Брандту, D — по Швейеру).

но с загнутыми на нижнюю сторону краями. Однако гораздо чаще раковина принимает форму продолговатого мешка с устьем на одном из концов. Сюда же относятся в первую очередь раковины в виде вытянутого в длину конуса, особенно распространенные у многих простейших. Таковы *Dinobryon* (*Mastigophora*), *Tintinnus* (рис. 105), *Ptychocyclus* (Tintinnoidae), некоторые Infusoria Suctoria. Среди кишечнополостных эта форма скелета довольно распространена у ископаемых *Tetracorallia* (*Cyathophyllum* и др.); и у современных колониальных *Hexacorallia* иногда чашечка каждой особи имеет вид длинного конуса. Типичный мешковидный скелет отличается от только что описанного тем, что его устье становится уже остальной части раковины, которая чаще всего принимает

овальную или грушевидную форму. Этот скелет чрезвычайно распространен в природе, встречаясь у Sarcodina (*Diffugia*, *Euglypha* и др.), Mastigophora (*Bicosoeca*, *Trachelomonas*), Infusoria (*Folliculina*, *Cothurnia*), некоторые Bryozoa (*Schizoporella*), домики ручейников и гусениц Psychidae. Сужение устья совершенствует защиту содержимого раковины от внешних воздействий.

3. Нередко скелет, сильно вытягиваясь, переходит к типу конической трубки, или к *трубчатому типу*. Такой скелет, естественно, вмещает все тело животного. Обычно трубка прямолинейна. Трубка чаще закрыта на одном конце, тогда как другим концом животное либо движется вперед, если оно свободное, либо торчит из субстрата, если оно прикрепленное. Реже трубка может быть открыта на обоих концах (*Rhabdammina* из Foraminifera, *Dentalium* у моллюсков, личинки некоторых ручейников).

Скелет трубчатого типа встречается у инфузорий (некоторые *Tintinnus*, рис. 105), чрезвычайно распространен у гидроидных полипов (их тэка), разнообразно представлен у сидячих Polychaeta с их трубчатыми домиками, имеется у некоторых мшанок (*Idmonea*) и моллюсков (*Vermetus* из Gastropoda).

4. Однако длинные и тонкие трубки очень непрочны на излом и неудобны для передвижения; в соответствии с этим у многих животных наблюдается совершенствование трубчатого скелета в том смысле, что раковина более или менее скручивается в спираль в одной плоскости. Такие, как их называют, *планоспиральные* раковины неоднократно повторяются как в пределах одной и той же группы, так и у разных групп животных.

Так, среди Foraminifera имеются три параллельные ряда: с раковиной агглютинирующего типа из мелких песчинок, с известковой непродырявленной и с известковой продырявленной раковиной. Во всех этих трех рядах имеются раковины, спирально закрученные в одной плоскости, а именно *Ammodiscus*, *Cornuspira* и *Spirillina*. Другую серию планоспиральных раковин мы находим среди моллюсков. Сюда относятся ископаемые и современные Gastropoda (*Bellerophonitidae* и *Planorbidae*) и многочисленные Cephalopoda (современные *Nautilus*, *Spirula* и *Argonauta* и множество ископаемых *Nautiloidea* и *Ammonoidea*). Среди аммонитов можно установить хороший ряд стадий закручивания от прямых силурийских *Orthoceras* к чуть загнутым *Cyrtoceras*, далее к не вполне свернутому *Gyroceras* и, наконец, к вполне закрученным *Nautilus*. Интересно, что вполне аналогичную планоспиральную форму получают у Cephalopoda раковины совершенно различного происхождения, а именно раковины типа *Nautilus* и раковина *Argonauta*, выделяемая не мантией животного, а его ногой.

Максимального своего развития спиральный скелет достигает в том случае, когда плоская *планоспираль* переходит в спираль *геликоидную*, или *турбоспираль*, завороты которой лежат в нескольких плоскостях друг над другом. Общий план турбоспирали такой, что, начинаясь очень узкой вершиной, обороты спирали постепенно

расширяются по мере их спуска к устью, которым раковина покрывается на спине животного. Совокупность оборотов раковины называется завитком, а линия соприкосновения соседних оборотов — швом. В наиболее частом случае соседние обороты раковины лишь вплотную соприкасаются друг с другом, так что весь завиток спирали на виду; это — *конволютные* раковины. Но не так редки раковины, у которых каждый последующий, более широкий оборот спирали более или менее охватывает собой предыдущие обороты, которые становятся снаружи незаметными. Это *инволютные* раковины (многие *Miliolidae* из корненожек, например, *Biloculina*, некоторые *Gastropoda* — *Cypraea*).

Турбоспиральные раковины особенно характерны для двух групп животных, для Foraminifera и для *Gastropoda*. Однако турбо-

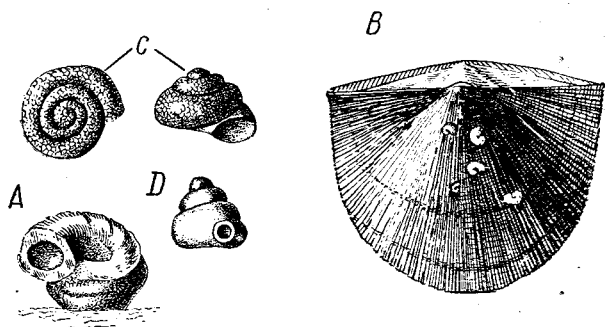


Рис. 106. А — *Serpula spirulaea*; В — *Spirorbis omphalodes*, выросшие на раковине брахиоподы; С — чехлик *Helicopsyche shuttleworthi* (Phryganeidae) сверху и сбоку; D — чехлик *Apteroma calvata* (Psychidae) (А и В — из Яковлева; С и D — из Шарпа).

спираль встречается изредка и у других групп (рис. 106), например, у *Polychaeta Sedentaria* (*Spirorbis*), у личинок некоторых насекомых (ручейники *Helicopsyche*, бабочки *Apteroma helix*). В виде редких исключений типичная улиткообразная турбоспираль имеется и у некоторых ископаемых *Cephalopoda* (*Turrilites* и др.).

Спиральные раковины одно- и многокамерные. Внутренность раковины большей частью сплошная, цельная, но в некоторых случаях она поделена поперечными перегородками на участки, или камеры. Как показывают наблюдения, эта разница стоит в связи с одной физиологической особенностью организмов, а именно с характером их роста — последний может быть или постоянным, или периодическим. При постоянном росте животное, по мере увеличения размеров своего плазматического тела, постепенно надстраивает раковину по краям устья. Это мы и наблюдаем у однокамерных раковин. Однако подобный тип роста, повидимому, не во всех отношениях выгоден. Животное все время принуждено, помимо всех своих повседневных функций, заниматься еще и надстройкой ра-

ковины. Кроме того у многих животных интенсивность питания, а соответственно с этим и интенсивность строительной деятельности, весьма различна в разные сезоны года. Когда эта дифференцировка не особенно ярка, она обнаруживается лишь в узких кольцевых поясках вокруг устья раковины — пояски прироста, например, у *Gastropoda*. Но при еще большей неравномерности нарастания корненожки накапливают в своей раковине в сжатом, так сказать, состоянии значительное количество плазмы, которая затем сразу вытекает через устье и выделяет вокруг себя участок раковины, резко отграниченный от имевшейся до тех пор, т. е. новую камеру. Этот процесс повторяется в течение жизни животного неоднократно и, таким образом, получаются двух- и многокамерные формы, камеры которых сообщаются между собой лишь узкими каналами на местах бывших устьев. Ввиду того, что чем больше становится камер, тем большее количество избыточной плазмы может в них скопиться, а затем сразу выйти из устья, последующие камеры становятся все крупнее и крупнее (*Truncatulina* и др.). В смысле расположения живого тела животного внутри многокамерных раковин могут быть два разные случая. В первом, имеющем место у *Foraminifera*, плазма заполняет все камеры. В другом (*Cephalopoda*) каждый новый период роста знаменуется тем, что тело животного покидает предыдущую камеру и целиком перемещается в более крупную новопостроенную: животное всегда занимает лишь последнюю камеру раковины, прочие же остаются пустыми.

Адаптации однокускового скелета

Приспособления для замыкания входа в раковину. Самым простым приспособлением этого рода является сужение устья. У одноклеточных *Foraminifera* (рис. 107), выпускающих тонкие псевдоподии, строгих пределов для этого сужения нет, а потому в некоторых случаях наблюдается даже распадение единственного входного отверстия на несколько узких пор (*Peneroplis*, рис. 107, C, D). У многоклеточных, высывающих из устья значительную часть своего сложноустроенного тела, сильное сужение затрудняется этим обстоятельством. Очень часто сужение сопровождается изменением формы устья, направленным к затруднению входа в него. Так, иногда устье становится подковообразным: *Miliolidae* из корненожек (рис. 107, A), некоторые ископаемые *Cephalopoda* (*Strophoceros* с ушковидными боковыми краями устья). В других случаях устье вытягивается и при этом превращается в сравнительно узкую щель (многие *Prosobranchia*). Края устья могут становиться зубчатыми, что также затрудняет вход в него: *Diffugia corona* и *Nodosaria* среди *Foraminifera*, многие *Gastropoda* (*Nerita*), мшанки (*Membranipora*). Иногда краевые зубцы становятся подвижными и, спадаясь при уходе животного в домик, образуют над устьем коническую крышечку (*Calycella* из гидроидных полипов, рис. 55, C).

В большинстве случаев крышечки, однако, состоят из одного куска. Сравнительно редко крышечка имеет фиксированное поло-

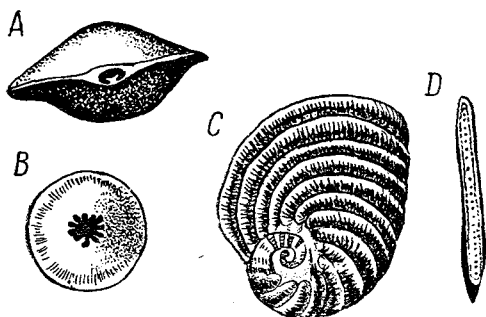


Рис. 107. Формы устья раковины у Foraminifera. А — устье раковины *Miliola*; В — устье раковины *Nodosaria silura*; С — раковина *Peneloplis*; D — та же раковина с узкого края для показания многочисленных мелких устьиц (А, С, D из Ланга, В — из Румблера).

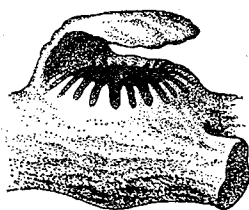


Рис. 108. Участок ствола *Cryptohelia* с чашечкой для помещения гидранта и с неподвижным навесом у входа в чашечку (по Муррею).

жение, как, например, у коралла *Cryptohelia* (рис. 108) животное высовывается в расправленном состоянии из-под частично нависающей над отверстием чашечки полипа крышки и затем втягивается

под нее. Несравненно чаще крышечка находится в подвижном соединении с устьем и закрывает его лишь при втягивании животного внутрь раковины. При этом крышечка может быть сочленена с самым краем устья (некоторые морские мшанки *Chilostomidae*).

Другой интересный пример дает легочный моллюск *Thyrophorella*, у которого, по Simroth, наружная губа устья раковины принимает форму язычка; этот язычок ограничен от остальной раковины поперечной насечкой и при втягивании животного может захлопываться, прикрывая устье (рис. 201, С, D). Следовательно эта крышечка не гомологична крышечке других *Gastropoda*, а именно *Prosobranchia*, происходя за счет мантии, а не за счет ноги.

Prosobranchia иллюстрируют другую категорию крышечек, совершенно независимых

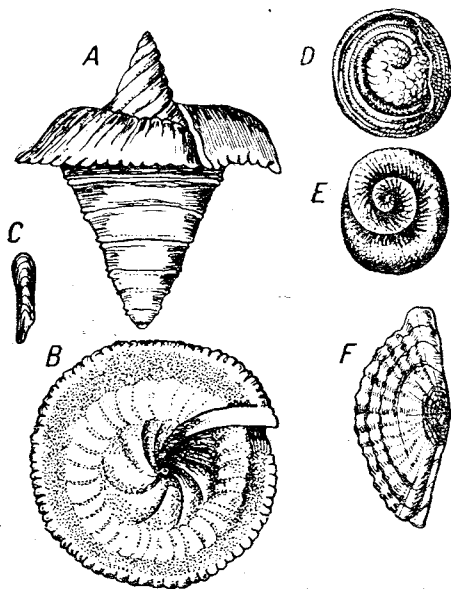


Рис. 109. Крышечки различных *Prosobranchia*. А и В — крышечки *Torinia variegata* сбоку и со свободной стороны; С — крышечка *Conus*; D и E — крышечка *Turbo* с внутренней и со свободной стороны; F — *Cassis* (из Зимрота).

от самой раковины (рис. 109). Крышечка (operculum) выделяется эпителием спинной стороны заднего конца ноги и представляет собой роговую или известковую, иногда очень толстую пластинку. Обычно размер и форма крышечки отвечают размерам устья, но есть *Prosobranchia* (*Conus*, рис. 109, C; *Strombus*), у которых operculum значительно меньше и уже устья. В operculum имеется центральное или эксцентрическое «ядро», вокруг которого спирально располагаются слои нарастания. Наружная или внутренняя (у некоторых форм, например *Torinia variegata*) стороны крышечки могут быть сильно выпуклыми, почти коническими. У одного семейства сидячих *Polychaeta* одно из головных щупалец превращается в массивную пробку, которой закупоривается отверстие жилой трубки при втягивании в нее животного (*Spirorbis*, рис. 106 и др.). Наконец у ископаемых аммонитов при входе в раковину находят парные (аптихи) или непарные (анаптихи) правильной формы образования, которые рассматривают как приспособления для закрытия устья раковины.

Приспособления для упрочнения и защиты самой раковины

Упрочнение материала раковины. В качестве исходного момента следует рассматривать совершенно гладкие, тонкие, органические раковинки вроде *Arcella* и *Pygidicula* среди корненожек, трубки некоторых сидячих *Polychaeta*, раковинки некоторых планктонных инфузорий (многие виды *Tintinnus*), гладкие виды *Trachelomonas* среди жгутиконосцев, *Stephanoceras* среди сидячих коловраток, органический скелет многих мшанок (*Plumatella*). Гораздо большую прочность приобретают раковины агглютинирующего типа, у которых псевдохитиновая основа раковины инкрустируется различными посторонними твердыми частицами; таким образом здесь органическое вещество служит лишь цементом, связующим эти частицы. Характер этих частиц варьирует в пределах одной группы у разных видов, а в пределах разных групп — в значительной мере в зависимости от размеров животных. У корненожек для инкрустации служат очень мелкие зерна кварца, реже частицы ила. Довольно часто для той же цели употребляются и твердые остатки других организмов: раковинки более мелких корненожек, кремнеземные панцыри диатомей, иглы губок и т. п. Нередко каждый вид пользуется только одним каким-нибудь строительным материалом. Так, одни корненожки применяют только зерна кварца, другие собирают иглы губок, третьи строят раковину из панцрей диатомовых водорослей.

Параллельно с этим и трубки *Polychaeta* инкрустируются очень часто зернами песка (*Stylarioides*), частицами ила, даже большими обломками раковин моллюсков, камешками и т. д. (*Onuphis conchilega*). Агглютинирующие песчаные домики встречаются и у личинок некоторых ручейников (*Molanna*), тогда как другие ручей-

ники агглютинируют обломки веток или даже мертвые раковинки небольших пластинчатожаберных моллюсков (*Pisidium*).

Среди коловраток к данному типу относится интересная *Meliceria*, выстраивающая свой трубчатый домик из скатанных в шарики и укладываемых венчиками вокруг тела собственных экскрементов.

Раковины, изготовленные из постороннего материала, приобретают прочность, но вместе с тем сплошь и рядом становятся чрезмерно тяжелыми и громоздкими. В связи с этим данный недостаток избегается применением материала, соединяющего прочность с достаточной легкостью. Таким выгодным способом устройства раковины является пропитывание ее органической основы минеральными солями, воспринятыми телом животного, а именно обызвествление или, реже, окремнение раковины. Громадное большинство современных Foraminifera обладают раковинкой из углекислой извести, равномерно пропитывающей органическую основу. Окременные раковинки корненожек сохраняют большое сходство с агглютинирующими, ибо кремнезем в них обыкновенно выделяется в виде разнообразных форменных образований: зерен, пластинок (*Euglypha*). Среди сидячих Polychaeta представителями данной категории являются *Spirorbis* и его родичи с их чисто известковыми трубками.

Среди мшанок довольно многие морские виды (*Cellaria*, *Mucronella* и др.) обладают оболочками, сильно пропитанными солями извести, так что такие колонии напоминают каменистые колонии кораллов.

Не надо думать, что упрочнение раковины всегда проходило последовательно все указанные этапы. У Foraminifera процесс упрочнения, действительно, носил последовательный характер. Но, вполне возможно, что во многих случаях переход совершался прямо от первого этапа к третьему. У ряда больших групп, например Gastropoda и Cephalopoda, стадия органического скелета вообще является лишь преходящей, личиночной, тогда как сформированный скелет всегда пропитан углекислой известью. В редких случаях, когда эти моллюски имеют органическую раковину, мы имеем дело с редукцией последней.

Изменения в структуре раковины, направленные к упрочнению ее. В этом смысле следует толковать возникновение на поверхности раковины (у Foraminifera, у инфузорий Tintinnoidea, у Gastropoda и Cephalopoda среди моллюсков) порой весьма сложных поверхностных скульптур. На первый взгляд кажется, что эти скульптуры, весьма правильные и изящные, в виде бугорков, валиков, пересекающихся валиков, образующих на поверхности раковины решетку, и т. д., не имеют никакого полезного значения.

На самом деле оказывается, что выработка поверхностных скульптур удовлетворяет одновременно двум требованиям: ею достигается упрочнение раковины при более экономном расходовании строительного материала. Согласно законам механики, успешно применяемым в инженерной технике, наличие на гладкой пластинке или

стенке выпуклостей и ребер увеличивает ее прочность в той же мере, как если бы вся стенка была сплошь той толщины, какой достигает она вместе с ребрами.

Скульптурные украшения одинакового типа возникают иногда несколькими различными, но конвергирующими в одном направлении путями. Так, при возникновении сериально расположенных буг-

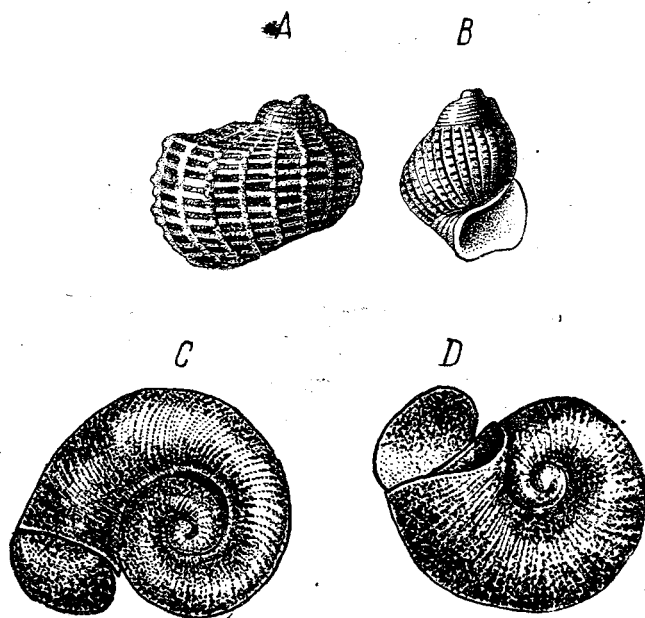


Рис. 110. Различные способы образования бугорков на раковине Gastropoda. *A* — юрская *Neritopsis*; бугры образуются на местах скрещивания продольных и поперечных ребер; *B* — девонская форма *Auriculidae*; бугры образованы разделением продольных ребер на ряд участков (из Дакэ).

C и *D* — *Tyrophorella thomensis* с отшнурованным приустьевым участком раковины, играющим роль крышечки; *C* — вид раковины сверху, со стороны крышечки; *D* — вид снизу, со стороны устья (из Бронна).

ров и гребней дело может идти или от складывания ряда бугров в гребень или, наоборот, распадением гребня на ряд бугров; оба типа наблюдаются у ископаемых Cephalopoda. При двух системах пересекающихся килей бугры могут возникать за их счет двумя различными способами. В одном случае бугры образуются в точках пересечения двух килей. В другом случае бугор формируется поднятием поверхности ячейек, образованных пересекающимися килеями. По первому типу развивается скульптура мезозойских, по второму — палеозойских Gastropoda.

Приспособление к сокращению полости раковины — днища, или табулы. Это приспособление обнаруживает известное сходство с образованием перегородок в раковинах *Nautiloidea* и *Ammonoidea* и встречается преимущественно у сидячих форм, обладающих неопределенно долгим ростом. Особенно типично днища выражены у многих шестилучевых кораллов (*Hexacorallia*) с длинным трубчатым скелетом. Колонии кораллов живут очень долго, десятки лет, постепенно надстраивая свои трубки на верхнем конце. По мере роста кверху нижний конец живого тела коралла подтягивается, нижняя часть скелетной трубки пустеет и отделяется от остальной части, содержащей животное, известковой перегородкой — днищем (рис. 111). Целые серии таких днищ возникают последовательно друг над другом. Аналогичные перегородки имеются и в трубчатых, неправильно извитых раковинах прикрепленного брюхоногого моллюска *Vermetus*. У *Cephalopoda* перегородки многокамерной раковины сопутствуют подвижному, чаще всего плавающему образу жизни (*Ammonoidea* и *Nautiloidea*). Сравнение с другими животными, обладающими раковинной с днищами, поддерживает высказываемое рядом авторов предположение, что первичные *Nautiloidea*, например, *Ortho-*

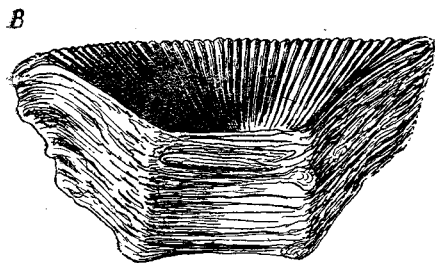
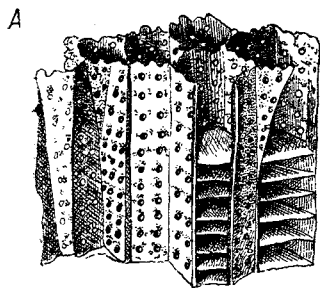


Рис. 111. Образование днищ, или табул, у ископаемых кораллов. А — *Favosites* из силура, отдельные чашечки пронизаны отверстиями; В — *Omphyma* из силура; форма, обладающая медленным ростом (из Д а к э).

ceratidae, вели сидячий образ жизни. Всякие сомнения в этом исчезнут, если удастся доказать принадлежность к головоногим рода *Conularia* из силурийских и других палеозойских отложений. Пирамидальные, наполовину заполненные многочисленными днищами раковины *Conularia* неоднократно попадались прикрепленными своей верхушкой к посторонним предметам. Некоторые авторы высказывают другое мнение об образе жизни *Orthoceratidae* (стр. 153).

Однако образование днищ возможно иногда и при типично подвижном, ползающем образе жизни, например, у некоторых *Gastropoda* (*Triton*). У других *Gastropoda* процесс образования днищ как бы замаскирован явлением деколляции, т. е. отламыванием конца раковины, лежащего выше каждого новообразуемого днища (семейство *Cylindrellidae*). Сопоставление животных, образующих днища, говорит нам о том, что наличие днищ присуще, главным образом, сидячим

животным. Сохранение днищ у Cephalopoda быть может объясняется изменением функции камер, расположенных между днищами: они превращаются в своеобразные воздушные пузыри, которые способствуют плаванию животного. У ползающих *Cylindrellidae*, где воздушные пузыри были бы бесполезны, тяжесть раковины уменьшается посредством деколлации.

П р и с п о с о б л е н и я для вентилирования раковины. Внутренность раковины мешковидно-трубчатого типа, особенно при сильном вытягивании раковины, нуждается в усиленной вентиляции, для обеспечения стенок мантии и органов дыхания достаточным количеством кислорода. В некоторых случаях это достигается токами жидкости, которые вызываются мерцанием мантийного эпителия. В других случаях циркуляция воды в полости раковины облегчается появлением в ней дополнительных отверстий. Проще всего отношения у таких форм, как *Puncturella*, *Scissurella* и ископаемых *Bellerophonitidae* среди *Gastropoda*. Здесь устье раковины является единственным отверстием, но край его обнаруживает в одном месте более или менее длинную щелевидную вырезку, облегчающую доступ воды внутрь раковины. У морского уха (*Haliotis*) образуется такая же вырезка, которая при дальнейшем росте раковины зарастает у своего края и превращается в округлое отверстие; затем на свободном крае раковины снова формируется вырезка, дающая впоследствии второе отверстие и т. д.; в результате вместо длинной вырезки у *Haliotis* получается ряд отверстий, обособленных от устья и ведущих в полость раковины. У *Fissurella* (рис. 78) выемка зарастает с края и дает отверстие всего один раз в очень молодом возрасте; в результате коническая раковина взрослой *Fissurella* имеет два отверстия: широкое устье у основания конуса и узкое, для вентиляции раковины, у вершины конуса. У всех *Scaphopoda* раковина того же типа, как у *Fissurella*. У ряда *Prosobranchia* передний край мантийной складки свертывается в мясистую трубку — сифон, который торчит из устья и проводит воду в полость раковины. Для защиты этого сифона передний край устья нередко дает желобовидный сифональный вырост, более или менее облегающий сифон. Следовательно, образование сифонального выроста тоже можно считать вентиляционным приспособлением.

Гораздо чаще дополнительные отверстия раковины служат не только для вентиляции, но и для других целей. Таковы отверстия на обоих концах раковины некоторых *Foraminifera* (*Rhabdammina*, *Lagena distoma*): здесь оба отверстия в одинаковой мере служат для выпуска псевдоподий и движения. У личинок ручейников заднее отверстие трубчатого домика может служить выходом для бегства.

У аппендикулярный домик тоже имеет два отверстия — входное и выходное, которыми обслуживаются сразу три функции: вентиляция домика, захват пищи и движение животного.

П р и с п о с о б л е н и я для лежания на стороне устья. Ввиду того что устье является наиболее доступной для

внешних воздействий точкой раковины, наблюдаются приспособления, способствующие тому, что в покое раковина ложится устьем к субстрату, т. е. принимает наиболее защищенное положение.

Подобные отношения в наиболее простом виде наблюдаются там, где самая форма раковины способствует лежанию: таковы плоские

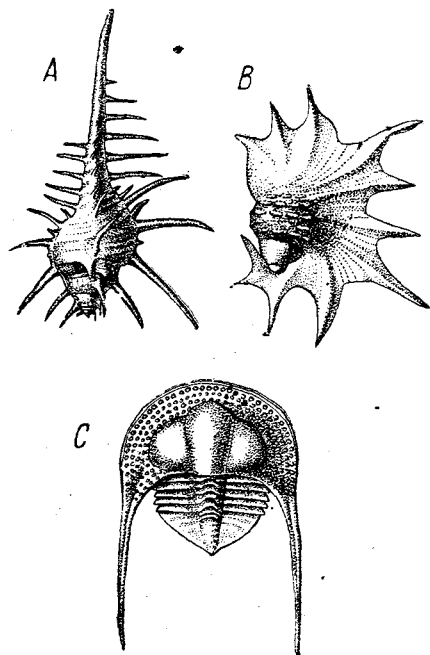


Рис. 112. Приспособления для лежания на грунте и для защиты. А — раковина *Murex* с тремя рядами длинных шипов; два ряда обеспечивают устойчивое лежание на дне, третий торчит вверх и имеет защитное значение; В — *Harpagodes* из юры; С — трилобит *Trinucleus goldfussi* из нижнего силура (по Дакэ).

раковины *Arcella*, *Cochliopodium*, конические раковины *Patella*, *Fissurella*, *Capulidae*, личинок *Мусетопхилиды*, башневидные, но низкие раковины многих *Трохиды* и т. д. У других раковин вырабатывается явственная плоскость налегания, находящаяся на стороне устья. Таковы, прежде всего, многие морские *Prosobranchia*. У *Cypraea* сторона раковины, несущая щелевидное устье, явно уплощена. Очень часто расходящиеся от устья в плоскости налегания шипы или выросты (*Murex*, *Aporrhais pes pelecani*, *Strombus*, рис. 112 и др.) увеличивают поверхность налегания и тем самым затрудняют переворачивание раковины устьем вверх. Особенно любопытна ископаемая мезозойская *Spinigera semicarinata*, у которой расположение приустьевых отростков до чрезвычайности напоминает ауттригеры пирог туземцев Тихого Океана, тоже предназначенные препятствовать переворачиванию лодки. Хорошая плоскость налегания получается у уплощенных с брюшной стороны песчаных домиков ручейников *Mollanna*.

Приспособления для флоттирования. Так как удельный вес протоплазмы, а особенно протоплазматического тела вместе со скелетом, больше удельного веса воды, то для свободного флоттирования животного в воде во взвешенном состоянии необходимо, чтобы этот перевес над весом воды компенсировался какими-нибудь другими свойствами организма. Таким свойством является сопротивление формы тела опусканию его в воде. Сопротивление же в свою очередь зависит от объема тела и от его наи-

большого поперечника. Оно возрастает с уменьшением объема и с увеличением поперечника. Поэтому мы и встречаем у всех планктонных организмов тенденцию к увеличению поверхности, без одновременного увеличения объема. Морфологически тенденция выражается в образовании скелетом многочисленных далеко выдающихся в окружающую среду отростков, необычайно распространенных среди планктонтов. Единственные планктонные фораминиферы, *Globigerina* (рис. 41) и *Hastigerina*, обладают раковиной, образующей длинные радиальные иглы. У жгутиконосцев *Coccolithophoridae* известковые тельца их органической раковины (кокколиты) часто вытягиваются в радиальном направлении. Радиальными отростками снабжены и сильно продырявленные колпаковидные раковинки *Silicoflagellata* (рис. 45).

Особенно оригинальный прием для увеличения поверхности наблюдается у некоторых планктонных *Tintinnoidea*. *Tintinnus inquilinus* увеличивает свою поверхность, приклеивая свою гладкую раковину к снабженным длинными отростками и потому отлично флоттирующими диатомеями из рода *Chaetoceros* (рис. 105). Таким образом водоросль служит здесь для инфузории своего рода плавательным приспособлением.

В качестве флоттирующего аппарата расцениваются и длинные шипы раковины некоторых плавающих *Ammonoidea*, например, *Crioceras*.

Для того чтобы скелет, увеличивая поверхность, не давал вместе с тем нежелательного повышения удельного веса, скелетные элементы сплошь и рядом становятся полыми: кокколиты *Coccolithophoridae*, шипы *Crioceras*.

Другое приспособление, имеющее то же назначение, но встречающееся как у пассивно флоттирующих, так и у активно плавающих форм, заключается в выработке в скелете воздухоносных пространств, без образования им радиальных отростков. Лучшим примером этого типа служат заполненные газом камеры раковины *Nautiloidea* и *Ammonoidea*. У встречающейся в планктоне корненожки *Diffugia* внутри раковины наблюдается пузырек воздуха. Спинная раковинная пластинка *Sepia* имеет рыхлое, пористое строение, облегчающее ее вес.

Приспособления, содействующие активному плаванию. В большинстве случаев раковинное животное отвечает на физиологическое требование ускорения движения (в частности плавания) простой редукцией раковины, результатом которой является уменьшение веса тела. Однако имеется много случаев, когда приспособление животного к плаванию сказывается в определенных модификациях раковины. Наиболее частое приспособление — это вытягивание раковины в длину и появление на ней продольных килей, особенно спирально скрученных в одну сторону: принцип строения торпеды или ракеты. По такому типу устроены раковинки активно плавающих планктонных инфузорий *Tintinnoidea*, например, *Xystonella*, *Tintinnus* (рис. 105) и др. Инте-

ресно, что у Tintinnoidea спиральный ход ребер, весьма возможно, связан со спиральным расположением органов движения, т. е. ресниц. У других плавающих групп, например у Pteropoda (рис. 113), раковина вытягивается, но остается либо совершенно гладкой (*Creseis*, *Styliola*, *Tentaculites*), либо она образует прямые продольные кили, становясь четырехгранной (палеозойские и мезозойские *Conulariidae*) или трехгранной (*Cleodora* и др.). Вытягивание можно связать с плавающим образом движения, а дифференцировку ребер — со стремлением уравновесить положение раковины в воде.

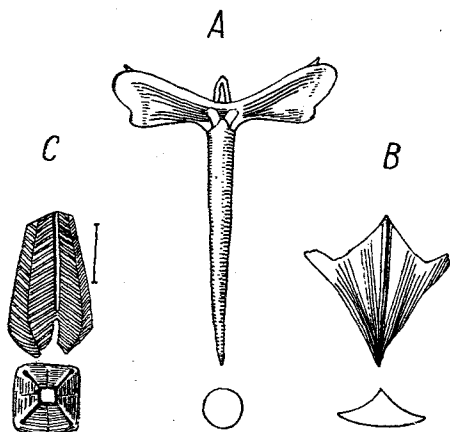


Рис. 113. А — *Styliola recta* (Pteropoda) и поперечное сечение ее раковины; В — *Cleodora pyramidata* (Pteropoda, плиоцен) и поперечное сечение ее раковины; С — *Conularia quadrisulcata* (карбон) и поперечное сечение раковины (из Я. К. О. В. Л. е. в. а.).

Спиральные ребра были бы здесь неуместны, ибо для плавания крылоногим моллюскам служат взмахи билатерально расположенных лопастей ноги.

Плавающими животными А. Б. Е. л. склонен считать и вымерших белемнитов, несмотря на довольно тяжелый известковый *rostrum*, которым заканчивалась их раковина. Многокамерная прямая раковина белемнитов была сильно вытянута в длину. Наполненные воздухом узкие камеры поддерживали раковину во время плавания в горизонтальном положении. Этот взгляд поддерживается тем обстоятельством, что у некоторых белемнитов (например *Beloptera*) по бокам выдающегося из тела заднего конца *rostrum* имелись плавнико-

образные выросты, помогавшие животному удерживаться в воде в горизонтальном положении. Разница между торпедообразными белемнитами и современными кальмарами (*Loligo*), с одной стороны, и большими, вздутыми раковинами наutilus и аммонитов, с другой, — такова же, как между аэропланом и воздушным шаром, — два разных типа структур, приспособленных, однако, к одной и той же цели.

Скелет двустворчатый

Тип скелета, при котором раковина состоит из двух створок способных к плотному смыканию, встречается у нескольких групп беспозвоночных, а именно у Brachiopoda, Lamellibranchia, у некоторых низших раков (Ostracoda, некоторые Phylloporoda, Cirripedia).

В большинстве случаев такого рода скелет носит до известной степени вторичный характер, происходя из скелетов другого типа. Это явствует из истории развития обладающих им животных. Так,

у *Lamellibranchia* он возникает из скелета предыдущего типа, т. е. из одного куска, ибо у личинки пластинчатожаберных моллюсков сначала закладывается на спине одна плоская раковинная пластинка, которая лишь позднее перегибается, как книга, по срединной линии и дает две створки. У раков первоначально имеется сплошной, облегающий все тело, как перчатка, хитиновый скелет, местным уплотнением которого в двух боковых складках тела получается затем двустворчатая раковина.

Вторичный характер двустворчатого скелета заставляет искать в нем каких-нибудь приспособлений или прогрессивных признаков, которые вызвали его возникновение. Большим недостатком мешкообразного или трубчатого скелета является наличие постоянно открытого устья, которое доступно для внешних воздействий даже при полном втягивании животного в раковину. Недостаток этот устраняется лишь выработкой ряда описанных нами приспособлений, затрудняющих вход в устье. Собственно говоря, одной из таких адаптаций является и двустворчатая раковина, которая не знает устья. Отверстие в ней имеется лишь при вытянутом состоянии животного, тогда как при втягивании его раковина автоматически захлопывается наглухо: каждая створка служит одновременно и в качестве обыкновенной раковины и в качестве крышечки для другой створки.

Расположение створок может быть различным. Чаще всего створки развиваются по обеим сторонам плоскости билатеральной симметрии (*Lamellibranchia*, раки), реже одна из створок образуется на спине, другая на брюхе животного (*Brachiopoda*). Интересно, что разность положения резко сказывается на симметрии створок. У животных с боковыми створками требование сохранения билатеральной симметрии заставляет развиваться обе створки одинаково и симметрично. Напротив, у *Brachiopoda* обе створки, как правило, асимметричны, ибо здесь асимметричность створок не отражается на билатеральной симметрии животного; зато каждая из створок *Brachiopoda* устроена вполне симметрично по отношению к сагиттальной плоскости животного, т. е. билатерально симметрична.

Одним своим краем обе створки двустворчатого скелета соприкасаются при всех состояниях сокращения животного, тогда как на остальной своей периферии створки соприкасаются лишь во время втягивания животного внутрь раковины. Край соприкосновения створок можно назвать *в е р ш и н н ы м*, причем у *Lamellibranchia* и раков он отвечает спинной стороне животного, у *Brachiopoda* — его заднему концу. Такое различие основывается, повидимому, на образе жизни исходных форм каждой группы животных. *Lamellibranchia* и раки развили двустворчатый скелет, не покидая свободного образа жизни, при котором брюшная сторона тела должна быть свободной для осуществления движения вентрально-расположенными двигательными органами. Напротив, у *Brachiopoda* скелет развился, вероятно, уже в сидячем периоде их эволюции, при условии при-

крепления животного задним концом к субстрату. Ясно, что при этом место постоянного смыкания створок могло находиться лишь на заднем полюсе тела.

Близ вершинного края тела, как места наиболее тесного схождения створок, развиваются аппараты, служащие как для скрепления створок, так и для плотного смыкания их при втягивании животного в раковину. Имеются два главных типа соединения створок, которые сплошь и рядом присутствуют одновременно: *активное* — при помощи мышц и *пассивное* — при помощи известных частей самого скелета.

Активное соединение проще всего устроено у ракообразных и *Lamellibranchia*. У *Ostracoda* и *Phyllopora* (рис. 114) имеется всего один мускул-замыкатель (аддуктор), расположенный близ центра тела, вентрально от кишечника; обычно этот мускул складывается из нескольких более мелких мышечных пучков, оставляющих свои отпечатки на местах прикрепления к раковине. У *Lamellibranchia*, как правило, имеются два замыкателя, передний и задний; они расположены близ переднего и заднего конца тела и пересекают последнее поперек. Однако у довольно многих пластинчатожаберных, как мы видели, один из мускулов-замыкателей редуцируется.

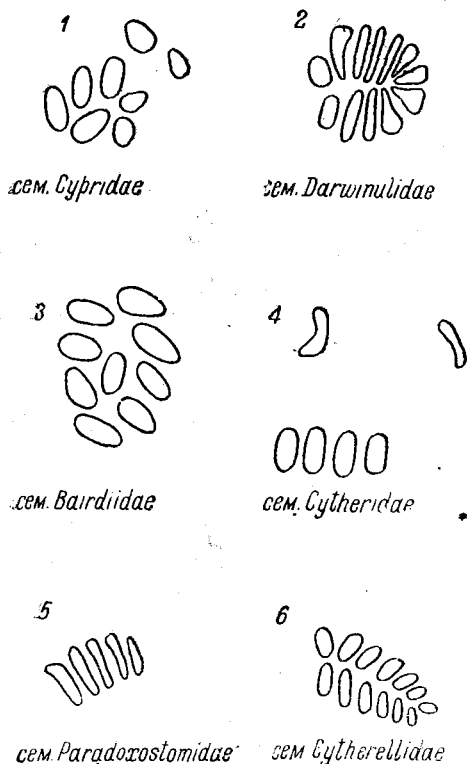


Рис. 114. Отпечатки замыкательных и мандибулярных мышц на внутренней стороне раковины *Ostracoda*; передний конец раковины обращен кверху, брюшная сторона направо.

В рис. 1, 3 и 4 — два верхних отпечатка принадлежат мандибулярным мышцам (по Швейеру).

У *Brachiopoda*, где пассивное соединение створок выражено очень слабо, система мышц развита сложнее, чем у предыдущих групп. Помимо двух пар мощных аддукторов здесь имеются две пары диварикаторов, т. е. раскрывателей раковины, а также особые косые или вращательные мышцы, которые служат, повидимому, для центрирования створок, т. е. для того, чтобы края обеих створок более точно сходились друг с другом.

Пассивное соединение совершенно естественно воз-

никает у таких форм, у которых обе створки происходят из одного общего первоначального источника. Так, у *Phyllopora* и *Ostracoda* двустворчатая раковина получилась, очевидно, перегибом головогрудного спинного щита по срединной спинной линии (сравни двускатный щит у *Apus canceriformis*). Вследствие этого у двустворчатых ракообразных на спине между обоими створками раковины остается необызвестленной узкая поперечная полоска хитина.

У *Lamellibranchia* тоже имеется всегда поперечное соединение, лигамент, состоящее из наружного, конхиолинового слоя раковины и довольно сложно устроенное. В редких случаях (*Ostrea*, *Anodonta*, *Mytilus*) лигамент является, кроме мышц, единственным органом соединения обеих створок. У громадного большинства двустворчатых животных, а именно *Testicardines* среди *Brachiopoda*, большинство *Lamellibranchia*, *Cytheridae* из *Ostracoda*, вершинные края створок соединяются, кроме того, при помощи замка.

Сравнивая замки всех обладающих ими классов (*Lamellibranchia*, *Brachiopoda*, *Ostracoda*), можно наметить два главные типа замка: *равнозубый* и *разнозубый*, или *асимметричный*. *Равнозубый* замок состоит из разного числа одинаковых размеров зубов, которые расположены симметрично по отношению к вершине раковины: зубы развиваются в одинаковых числе и форме впереди и позади вершины замочного края. При более примитивных отношениях симметричный замок носит характер *таксодонтного*, причем замочный край несет большое количество одинаковых мелких зубчиков.

Так дело обстоит у низших пластинчатожаберных, а именно у *Protobranchia* и *Filibranchia* и у некоторых *Ostracoda*. Другую разновидность симметричного замка можно назвать *олигодонтной*. Этот случай мы имеем у *Brachiopoda* и части *Ostracoda*, где по обе стороны от вершины раковины симметрично образуется по одному или по два зуба.

У большинства *Lamellibranchia* замок развивается асимметрично и состоит из двоякого рода зубов, главных и побочных. Интересно, что в некоторых случаях, например у *Spondilidae*, такой замок может вторично принимать симметричную структуру олигодонтного характера. Асимметричный замок имеет ряд разновидностей, которые встречаются только у *Lamellibranchia*, где и рассмотрены.

Адаптации двустворчатого скелета

Приспособления для лучшего замыкания входа в раковину. При вышеуказанной эффективности замыкания двустворчатого скелета, мы находим здесь гораздо менее разнообразные адаптации, делающие это замыкание еще более совершенным. Прежде всего такие адаптации сказываются на общей форме раковины. Так, у *Brachiopoda* первичная форма раковины очень проста: две вышуклые створки, соприкасающиеся по правильной дугообразной линии (*Lingula*). Однако для многих видов характерно изгибание свободного края таким образом, что поверхность одной створки образует широкую впадину, или *синус*,

а поверхность другой — такое же возвышение, или *седло*. В соответствии с этим и линия соприкосновения обеих створок по их свободному краю дает очень характерный U-образный изгиб. Изредка, например, у ископаемой *Rhynchonella quadriplicata* (рис. 64)

поверхность обеих створок принимает еще более причудливую складчатую форму, а линия соприкосновения створок получает вид зигзага. Подобные изменения створок служат для более прочного

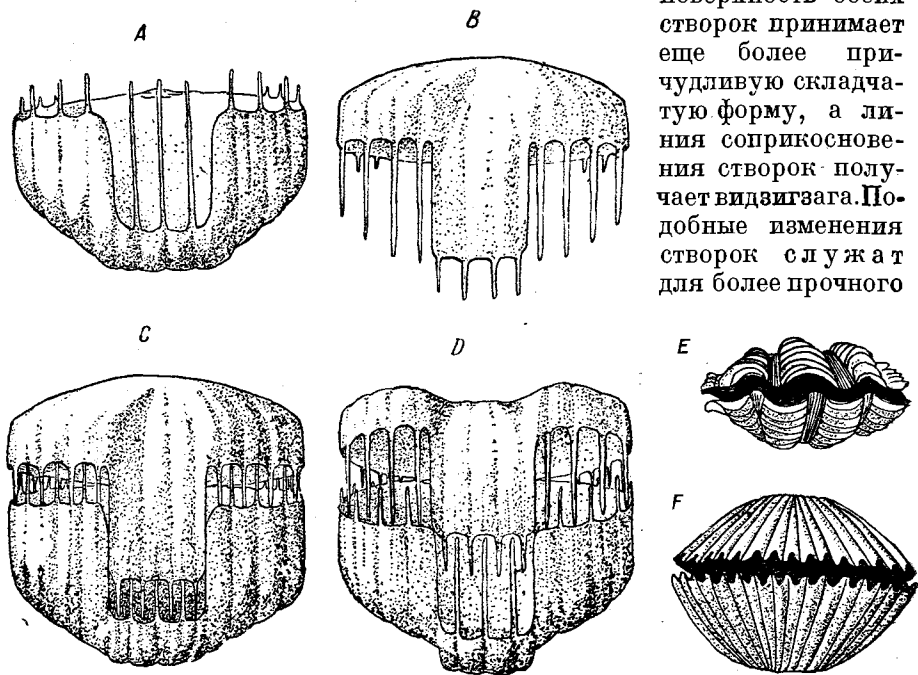


Рис. 115. *Uncinulus subcordiformis*, ископаемая брахиопода с длинными шипами на обеих створках. А — брюшная створка с ее свободного края; В — спинная створка; С — раковина с свободного края в полуоткрытом состоянии (зубцы образуют двойную фильтровальную решетку); D — раковина в более сильно раскрытом состоянии (зубцы образуют на большей части протяжения простую решетку) (по Ш м и д т у); Е — *Tridacna scapha*; F — *Cardium enode*; оба вида изображены с брюшного края створок (по К у к).

смыкания при их захлопывании. Действительно, у подобного рода форм боковое давление не может произвести смещения створок друг относительно друга. У *Lamellibranchia* свободный брюшной край створок тоже принимает изредка участие в скреплении створок: сильно зазубренные края створок заходят зубцами друг за друга, что мешает створкам смещаться в сагиттальной плоскости и плотнее соединяет обе створки (*Tridacna*, некоторые *Cardium*, рис. 115). У ископаемого *Uncinulus* защита входа в раковину в виде длинных шипов, входящих в ямки другой створки, комбинируется с функцией процеживания пищи.

Приспособления для упрочнения и защиты раковины. Самым простым приспособлением этого рода

является сильное утолщение раковины. Оно наблюдается особенно у прирастающих, неподвижных, населяющих рифы животных. Среди Lamellibranchia таковы *Spondylus*, *Chama*, *Tridacna*, ископаемые рудисты, а среди Brachioropoda ископаемые же *Richthoffenia* (рис. 64). Среди Cirripedia некоторые *Balanus* отличаются необычайно массивным скелетом. Другой способ упрочнения, упоминавшийся нами уже при описании однокусового скелета, состоит в выработке на створках скульптуры в виде продольных (*Astarte*, *Trigonia* и др.) или поперечных (*Cardium* и др.) ребер. Такие же ребра развиваются и у некоторых Brachioropoda (*Orthis* и др.). Непрерывные ребра могут распадаться на ряды бугров; у Ostacoda чаще всего наблюдаются именно ряды бугров. У Branchiopoda среди ракообразных система продольных килей на створках развита настолько сходно с ребрами Lamellibranchia, что ископаемых *Estheria* иногда чрезвычайно трудно отличать от ископаемых раковин *Astarte* из пластинчатожаберных моллюсков (рис. 116). Изредка попадаетея и сочетание продольных ребер с поперечными киями, например, у пермских и триасовых *Leaia* (Brachioropoda, рис. 89).

Интересное приспособление встречается у ряда пластинчатожаберных (*Pecten*, *Avicula*) и плеченогих (*Meekella* и др.), где створки устроены по типу листов волнистой жести. Раковина этих животных покрыта поперечными ребрами, которые чередуются с промежуточными бороздками. Но тогда как у предыдущей категории форм внутренняя поверхность раковины была гладкой и каждое ребро являлось истинным утолщением раковины, у *Pecten* и др. внутренняя поверхность раковины поперечноволниста и притом так, что каждому наружному ребру отвечает на внутренней стороне раковины борозда. Таким образом раковина, образуя ребра, упрочняющие ее структуру, сохраняет свою прежнюю толщину, т. е. не увеличивается в весе (выгодно для движения) и не требует для своего построения большого количества материала. По этому же принципу изготавливаются листы гофрированного металла, служащие для быстрой и экономной постройки барачков, временных домов и т. д.

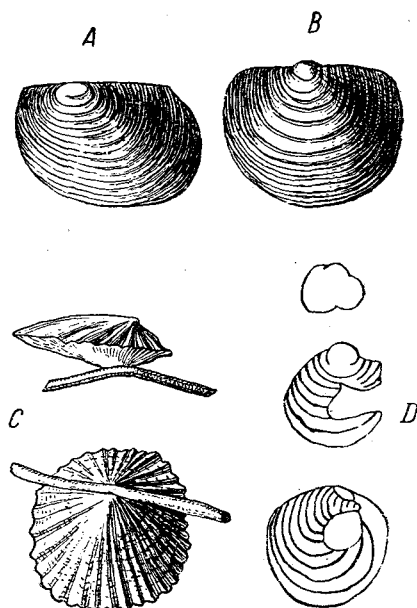


Рис. 116. А — раковина рачка *Estheria* (Brachioropoda); В — раковина пластинчатожаберного *Podonotus*; С — D — *Crania egnabergensis*, прикрепление вершиной одной створки (из Дакэ); стадии развития *Carolia*, показывающие образование отверстия, служащего для выхода биссуса.

Интересно, что по некоторым палеонтологическим данным развитие ребристой скульптуры, т. е. упрочнение раковины, у Cardiiidae шло параллельно с развитием снабженных мощными клешнями десятиногих раков, которые питаются моллюсками, раздробляя их раковину при помощи клешней.

Приспособления для вентилирования раковины. Таковые наиболее многочисленны и разнообразны у Lamellibranchia. Типично у них обе складки мантии свободны

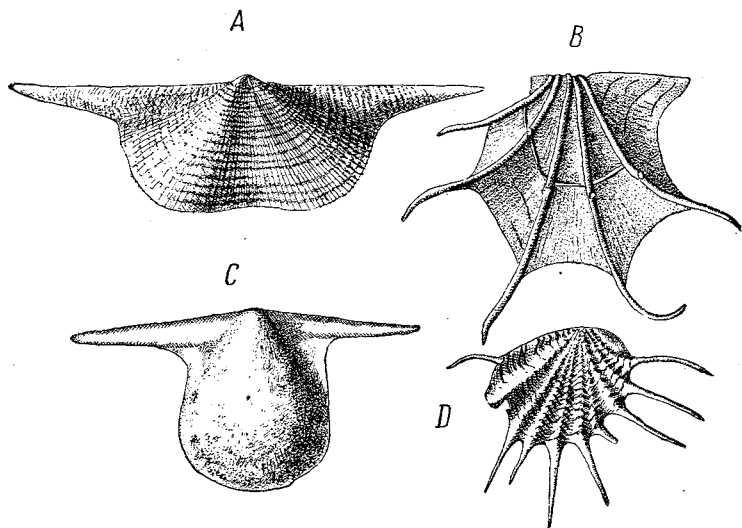


Рис. 117. Адаптации раковины к лежанию на дне. А — *Productus boliviensis* (Brachiopoda); В — *Avicula cygnipes* (Lamellibranchia); С — *Actinodesma* (Lamellibranchia); D — *Atrypa hystrix* (Brachiopoda) (из Дакэ).

по всему краю, кроме спинной стороны, где они переходят одна в другую. Однако у очень многих Lamellibranchia складки срастаются друг с другом в одном или нескольких местах, так что одно общее щелевидное брюшное отверстие мантийной полости распадается на несколько. Два из этих отверстий на заднем конце тела служат специально для входа воды в мантийную полость (нижнее) и для выхода ее (верхнее). Таким образом регулируется вентилирование мантийной полости и жабер. Мясистые края выводного и вводного отверстия нередко вытягиваются в длинные сократимые трубки — сифоны, позволяющие животному вентилировать мантийную полость даже при закапывании его в грунт. Однако на внешней структуре раковины вентиляционные приспособления сказываются очень слабо, ибо соответствующих сифонов выростов сама раковина не образует. Только в редких случаях сильное развитие сифонов заставляет раковину зиять на заднем конце, однако эта особенность

приурочена скорее к роющему образу жизни, а не к вентиляции мантийной полости и будет рассмотрена ниже (стр. 214).

У некоторых Brachiopoda (*Productus genuinus* из каменноугольной эпохи) одна из створок заворачивается своим вершинным краем в глубокий жолоб, вполне отвечающий сифону раковины некоторых Gastropoda (стр. 203).

Приспособления для лежания на мягком грунте. У ряда двустворчатых животных, ведущих лежачий образ жизни на морском дне, раковина сильно уплощается в виде блюдца и округляется, так что спинно-брюшной диаметр ее приближается к передне-заднему. Подобное превращение двустворчатой

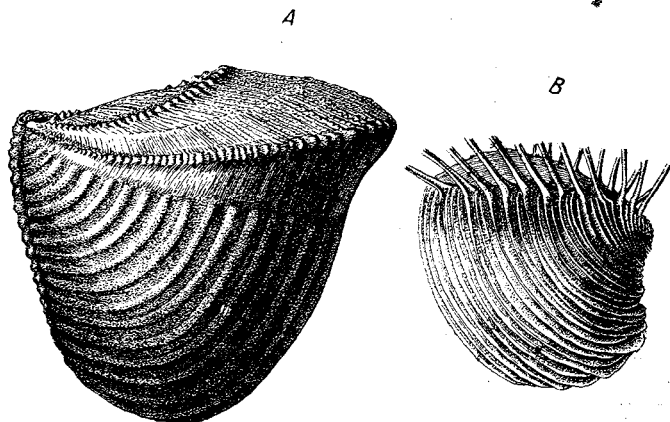


Рис. 118. Приспособления для погружения в грунт лишь до определенного уровня. А — раковина ископаемой *Trigonina*, погружавшаяся в грунт лишь до горизонтального кия; В — раковина *Cytherea chione*, погружение которой в грунт возможно лишь до линии косо расставленных в стороны шипов. Погруженная и не погруженная части раковины имеют в обоих случаях различную скульптуру. (Оригинал.)

раковины в округлую пластинку, одной из своих сторон лежащую на дне (*Pecten* и другие Lamellibranchia, Strophomenidae из Brachiopoda), препятствует погружению раковины в грунт. Для той же цели служит развитие краевых шипов в плоскости лежания, ведущее к увеличению поверхности раковины, — подобные раковины становятся похожими на ступню водяной птицы (рис. 117). Шипы получаются либо за счет выходящих за пределы края раковины ребер (*Avicula* из Lamellibranchia, *Atrypa hystrix* из Brachiopoda), либо иным способом. Так, иногда увеличение поверхности получается удлинением спинного края створок вперед и назад, в результате которого раковина приобретает два выдающиеся крыловидные отростка: *Malleus* из Lamellibranchia, *Productus dolossianus* из Brachiopoda. Итак, помимо других приспособлений, лежание на мягком грунте обычно связано с положением раковины на од-

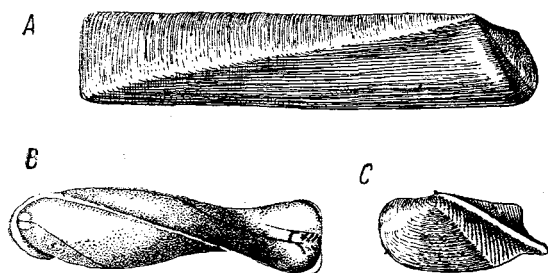
ной из створок — *плевротетичное положение*. Однако для некоторых форм грунтовой ил является главным источником питания. Соответственно с этим у данных видов вырабатываются приспособления для частичного погружения в грунт, но вместе с тем с сохранением животного на поверхности дна. Такие *Lamellibranchia* (девонские *Grammysia*, сохранившаяся до сих пор *Trigonia*) имеют на обеих сторонах выдающийся косой киль, показывающий точно, до какого уровня животное зарывается в грунт. Киль действует как отставленные локти человека, погружающегося в вязкий ил. У некоторых *Cytherea* вдоль кия развивается ряд длинных шипов, направленных косо прочь от раковины и в дорзальном направлении; шипы

еще увеличивают сопротивление раковины дальнейшему погружению в грунт.

Приспособления к роющему образу жизни. От ползающего по дну образа жизни *Trigonia* всего один шаг к полному погружению в грунт, из которого животное извлекает пищу. Это мы и встречаем у многих *Lamellibranchia*. При погружении в грунт дыхание животного затрудняется и, чтобы сохранить доступ свежей

Рис. 119. *A* — *Solen*, иловая форма с сильно вытянутой в длину, назад совершенно открытой раковиной; *B* — *Spirodomus*, сверлящая форма с вполне спирально скрученной раковиной (каменноугольная эпоха); *C* — *Technophorus*, сверлящая форма, слегка скрученная (силур) (из Дакэ).

воды в мантийную полость, либо сама раковина удлиняется, задним концом торча наружу из ила, а передним вертикально уходя в грунт (*Solen*, рис. 119), либо наступает сильное развитие мясистых дыхательных трубок, сифонов. В таком случае животное целиком зарывается в грунт, но сифоны высовываются своими концами из ила в воду. При этом сифоны так утолщаются, что створки раковины назад не могут закрываться вплотную, а получается более или менее широкое отверстие — раковина становится зияющей. При вертикальном положении роющего животного нога перемещается впереди и вызывает образование второго постоянного отверстия, — раковина становится зияющей на обоих концах (*Solen*, *Solenocurtus*, *Mya*, *Pholas*, рис. 119 и 120). Кроме этого признака у роющих норы животных часто наблюдается тенденция к так называемому калиброванию раковины. А именно раковина вытягивается в длину и принимает цилиндрическую форму, одинакового диаметра на всем своем протяжении (*Lithodomus*, *Solen*). Цилиндрическая форма тела наиболее приспособлена к роющему образу жизни, как то показывает большинство животных, ведущих подобную жизнь (черви, безногие амфибии). Наконец, по невыясненным причинам у ряда роющих



Lamellibranchia конвергентно исчезает настоящий замок и заменяется десмодонтным соединением створок (Veneridae, Donacidae, Tellinidae).

При переходе к сверлящему образу жизни в твердых породах (известняки, дерево) сохраняется часть признаков роющих форм, но появляются и новые. Так, у ряда ископаемых сверлящих Lamellibranchia (рис. 119) наблюдается «скручивание» раковины по продольной оси (силурийский *Technophorus*, особенно же каменноугольный *Spirodomus*, рис. 119). Такое скручивание раковины придает ей вид сверла, что, с одной стороны, способствует ввинчиванию в породу, а с другой, выбрасыванию опилок из просверливаемого

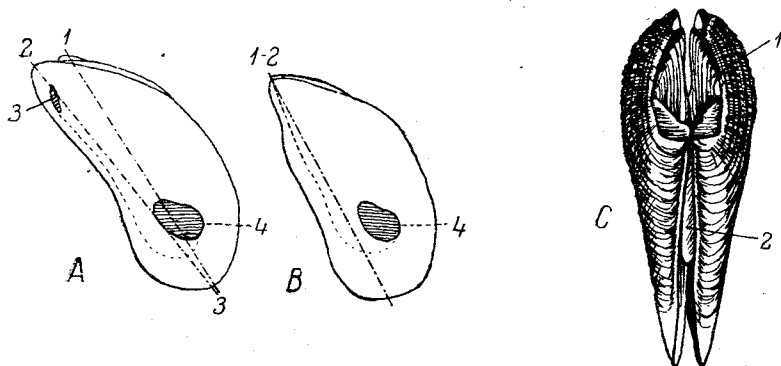


Рис. 120. А — правая створка *Modiola*; В — правая створка *Mytilus*.

1 — вершина раковины; 2 — передний конец раковины; 3 снизу — задний конец; 4 — задняя замыкательная мышца; 3 сверху — передняя замыкательная мышца. У *Mytilus* точки 1 и 2 совпадают (по Антони).

С — раковина *Pholas dactylus* со спинной стороны.

1 и 2 — дополнительные пластинки раковины.

хода. У некоторых сверлящих видов настоящая раковина подвергается сильной редукции, но зато может развиваться дополнительный скелет в виде пластинок или даже длинных трубок из углекислой извести (*Pholas*, *Pholadidea*, *Jouannetia*). Редукция раковины особенно выражена у древоточца (*Teredo*), точащего цилиндрические ходы в дереве, попавшем в морскую воду (днища судов, сваи). Он приобретает совершенно червеобразное цилиндрическое тело, большая часть которого приходится на сифоны. Раковина низводится до степени двух маленьких трехлопастных пластинок. Остальная мантия выделяет на всем своем протяжении слой углекислой извести, выстилающей жилую трубку, но не срастающийся с раковиной и телом животного.

Наиболее интересный вид принимает скелет у *Aspergillum* (в песке) и *Clavagella* (в камнях и кораллах). Настоящая раковина очень мала и прикрывает ничтожную часть тела (рис. 121). Она едва различима, ибо сливается со сложно устроенной ложной раковиной,

которая имеет вид длинной, толстой трубки, открытой на заднем конце для выхода сифонов, на переднем же прикрытой известковым диском, продырявленным наподобие горлышка лейки. Трубку ложной раковины можно вполне приравнять выстилке ходов *Teredo*, только сохранившей связь с телом.

Приспособления для прикрепления ко дну. Самый простой способ есть прикрепление ко дну вырастающими из раковины шипами, которые, в отличие от защитных шипов, можно

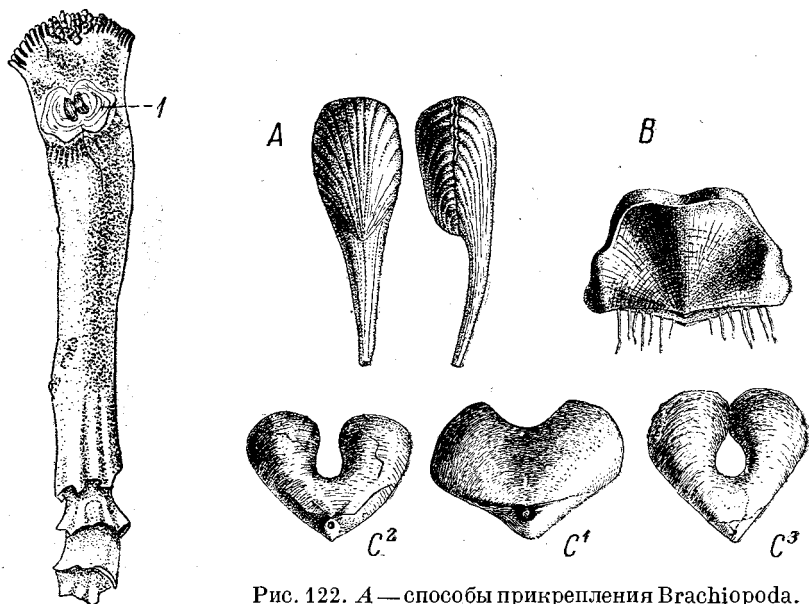


Рис. 121. Скелет *Aspergillum dichotomum*.

1 — редуцированные створки раковины; все остальное — дополнительный скелет.

Рис. 122. А — способы прикрепления Brachiopoda. А — *Acrotreta nicholsoni* (силур); В — *Productus sinuatus* (каменноугольная эпоха); С'—С³ — стадии дифференцировки вида *Pygope diphyia* (юра) посредством смещения вырезки для прохождения стебелька (из Дакэ).

назвать якорными шипами. Таковые имеются у Spondylidae из Lamellibranchia, у некоторых Productidae из Brachiopoda (рис. 122). Это непрочное прикрепление может перейти в более прочное прирастание, которое обычно совершается одним боком, *плевротетично*. Первым результатом опрокидывания животного на одну сторону является наступающая асимметрия строения створок. Кроме того раковина постепенно переходит от обычного сагиттального типа симметрии к корональному, причем спинная и брюшная стороны начинают походить друг на друга, а боковые становятся различными (сравни камбал). Кроме того появляется тенденция и к округлению раковины, что объясняется одинаковостью для прикрепленного животного окружающих условий по всем радиальным направлениям (сравни губок, кораллов, мшанок).

В громадном большинстве случаев (*Ostrea* и др. из пластинчатожаберных, *Thecidium* и др. из плеченогих) прирастающая створка увеличивается и содержит все тело, тогда как свободная створка превращается в более плоскую крышечку. Гораздо реже (*Anomia* у пластинчатожаберных, *Crania* из плеченогих, рис. 116) наблюдается обратное, т. е. более сильное развитие свободной створки. В таких случаях нижняя створка уплощена и вплотную прилегает к субстрату, отражая на себе неровности последнего.

У Lamellibranchia для прирастания может служить то левая (*Ostrea*), то правая (*Hippurites* и др.) створка, причем это может варьировать в пределах одного рода (*Chama*) или даже вида (*Aethesia*). Разрастание нижней створки доходит до того, что приводит к совершенно aberrantным формам раковин, дающим ряд аналогий с однокусковыми раковинами. Так, у *Radiolites* среди рудистов и *Richthoffenia* среди плеченогих нижняя створка вытягивается в длинный конус, напоминающий скелет кораллов *Tetracorallia*, а верхняя створка образует в ней плоскую крышечку. У *Requienia* (из пластинчатожаберных рудистов) нижняя створка так закручивается, что становится необычайно похожей на раковину улитки, а другая уплощенная створка имитирует крышечку (operculum) ноги *Prosobranchia*. В других случаях закручивание испытывает только верхняя створка, тогда как нижняя вытягивается в длинный конус (*Caprinula*); наконец иногда у пластинчатожаберных закручиваются, хотя и в меньшей степени, обе створки (*Diceras*), так что раковина становится похожей на две сложившиеся своими устьями улитки (рис. 69). Еще большее сходство с кораллами приобретает структура раковины вследствие развивающейся пористости ее: между призмочным и перламутровым слоями имеется еще промежуточный слой с параллельными каналами или пустотами.

Прикреплению пластинчатожаберных к субстрату нередко содействуют, кроме того, и шелковистые нити *биссуса*, выделяемого особой биссусовой железой их ноги. Повидимому особенно важную роль прикреплению биссусом играет на первых порах прикреплению, когда раковина легка и еще не успела прирасти к субстрату при помощи известкового цемента.

Прикрепление биссусом у некоторых плевротетичных форм накладывает особый отпечаток на раковину. У эоценовой *Carolia* и современной *Anomia* (рис. 116) моллюск прикрепляется биссусом, выходящим между обоими створками и затем ложится на одну из них. При этом биссус трется о край нижней створки. При дальнейшем нарастании нижней створки она охватывает его своим краем с обеих сторон. В результате, сначала на краю нижней створки появляется выемка, которая после полного обрастания биссусом приобретает характер дырки в нижней створке, служащей для выхода биссуса — картина на первый взгляд непонятная, если бы неизвестен был ее генезис.

Казалось бы, что при оригинальности средства прикрепления (биссус) описанные нами для *Anomia* картины неповторимы в других

группах животных. Однако Brachiopoda дают ряд аналогичных примеров. Так, среди Ecardines имеется немало лежащих форм (*Crania*, *Schizocrania*, *Orbiculina*), у которых стебелек, выходящий между створками, располагается позади замочного края створок. Нарастающие во всех направлениях створки постепенно охватывают стебелек своим замочным краем; в результате этого процесса в раковине получается выемка, а потом и полное отверстие, служащее для прохождения стебелька. Эти изменения наблюдаются у силурийских Brachiopoda. Совершенно независимо от этого и несколько иным

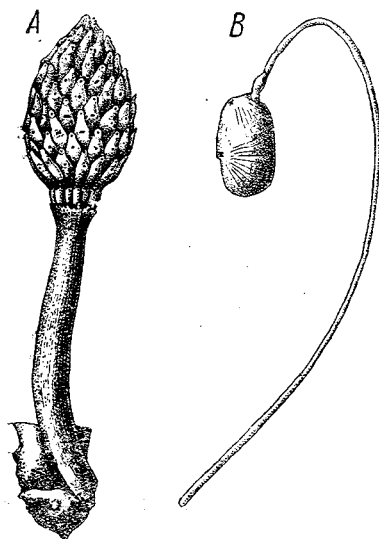


Рис. 123. Асцидии, сидящие на длинных стебельках. А — *Ocyropsyria fascicularis* колонияльная асцидия; В — *Boltienia elegans* (А — по Драше, В — по Гердману).

способом протекает аналогичный процесс кажущегося пронизывания раковины стебельком у ряда форм, ведущих к юрской *Pugore diphyu* (рис. 122). Благодаря большей длине стебелька животное перегибалось на нем так, что брюшная, лежащая на дно створка раковины, была обращена к стебельку своим свободным краем, а стебелек описывал дугу и перегибался через спинную створку (рис. 122). При нарастании створок свободный край их встречал на своем пути стебелек и постепенно охватывал его. Вследствие этого на свободном крае обеих створок получалась сначала небольшая, потом более глубокая вырезка. Затем стебелек вполне охватывается обеими створками и свободный край обеих створок снова становится цельным. В результате обе створки раковины оказываются пронизанными посредине большим отверстием. Способность к движению и раскрытию раковины *Pugore* при таком способе прикрепления, очевидно, была ограниченной.

Возвращаясь к Lamellibranchia, прикрепляющимся к субстрату при помощи биссуса, следует заметить, что ряд представителей Mutilidae сохраняет эутетичное положение. Эутетичное прикрепление тоже сказывается на строении раковины, но иначе, чем плевротетичное. Животное прикрепляется при помощи биссуса головным концом тела. При этом у вершины раковины наблюдается тенденция приблизиться к ее переднему краю и даже слиться с ним. Вследствие этого передний край раковины заостряется, становится клювовидным, задний же расширен. Постепенный ход превращения намечен у *Arca*, *Modiola* и *Mytilus* (рис. 120). У *Arca* угол, образованный линиями, проведенными через задний конец раковины, с одной стороны, и передний конец и вершину, с другой, — равен 34° , у *Modiola*

вследствие сближения вершины с передним краем он уменьшается до 7° , а у *Mytilus* до 0. Причину модиолизации и митилизации *Anthony* видит в групповом скоплении этих прикрепленных моллюсков; своими передними концами соседние особи надавливают друг на друга, вызывая этим сужение передних концов и сближение переднего края раковины с вершиной; между тем задние концы в группе особей широко расходятся, как цветы в букете. Эти данные подтверждаются и эмбриологией: молодой *Mytilus* 1,25 мм длины имеет еще угол модиолизации в 29° ; значит, у него вершина раковины и передний край ее еще не совпадают, тогда как у взрослого *Mytilus* этот угол приводится к нулю.

Видоизменение известного отдела тела в стебелек служит тоже для прикрепления к субстрату. У *Brachiopoda* стебельком делается задний отдел свободноплавающей личинки, у *Cirripedia* — передний, или головной. В зависимости от длины стебелька последний образует либо совершенно плоскую подошву (*Balanidae*), которой животное совершенно неподвижно прирастает ко дну, либо длинный, более или менее подвижный столбик (*Lepadidae*), на конце которого покоится животное. Иногда, например у *Lingula* (*Brachiopoda*), стебелек даже не прикрепляется к субстрату, а просто втыкается в мягкий грунт.

Приспособление для поднятия животного над поверхностью дна. Поднятие над уровнем дна, особенно для форм, более или менее обращенных ко дну ротовым отверстием, имеет выгодное значение в смысле облегчения захвата пищи.

Если мы возьмем плевротетичные формы, то самым простым приспособлением является усиленное нарастание нижней створки, сопровождаемое образованием днищ, или табул (стр. 146). Это мы видим у рудистов среди *Lamellibranchia*, у *Richthoffenia* среди *Brachiopoda* (рис. 64). У ископаемой брахиоподы *Strophalosia horrida* для той же цели служат длинные шиши, выходящие у нижней створки и поддерживающие раковину, как на сваях.

У эутетичных форм способы поднятия над грунтом более разнообразны. Здесь прежде всего может происходить просто сильное вытягивание раковины в вертикальном направлении и в результате этого поднятие животного над субстратом: таковы длинные *Pinna*, втыкающиеся в грунт своим передним краем. Ископаемая *Terebrirostra lyra* (*Brachiopoda*) и некоторые другие виды чрезвычайно вытягивают обращенный ко дну конец брюшной створки, из которого торчит прикрепительный стебелек (рис. 122). У некоторых *Balanidae* (*Cirripedia*) вся раковина вытягивается в вертикальном направлении, опять-таки поднимая животное над субстратом. У других форм раковина остается неизменной, но поднятие совершается за счет удлинения стебелька — морские уточки (*Lepadidae*) среди *Cirripedia*.

Скелет из нескольких кусков

Единственный пример этого рода скелета дают *Amphineura* с их раковиной, состоящей из восьми пластинок, расположенных на спине животного.

Скелет — сплошной покров

К этой категории относится кутикулярный скелет, особенно типично развитый у Arthropoda, но встречающийся изредка и в других типах, например, у Rotatoria и Kinorhyncha среди червей, у большинства Tunicata среди хордовых. Несмотря на объединение в одной категории сплошной скелет Tunicata имеет крайне мало общего со скелетами прочих относящихся сюда групп. Решающим моментом в этом отношении является цельность (Tunicata) или расчлененность (все прочие) скелета. Именно этот момент определяет наблюдаемое иногда у Tunicata конвергентное сходство с наружным скелетом типа раковины из одного куска (например, Appendiculariae), тогда как скелет прочих относящихся сюда групп в некоторых случаях обнаруживает точки соприкосновения со скелетом типа раковины, состоящей из нескольких кусков, т. е. с Amphineura.

Говорить об адаптивных приспособлениях данной категории скелета крайне трудно. Он так совпадает с общей формой тела, что и адаптации его совпадают с адаптациями всего животного в целом. Вследствие этого мы ограничимся лишь несколькими наиболее рельефными примерами адаптаций, в которых ведущую роль играло несомненно приспособление скелета.

В громадном большинстве случаев упрочнение покровов при образовании скелета данного типа носит более или менее общий характер и преследует общую цель защиты всего тела животного. Однако нередко мы наблюдаем специальное более сильное развитие скелета на спинной стороне тела, наиболее подверженной посторонним воздействиям. Дальнейшее проведение того же принципа мы видим у членистых животных, обнаруживающих *приспособления для жизни на мягком грунте*. Эти адаптации прежде всего выражаются в общем уплощении и расширении тела. Таким путем получается широкая ровная *плоскость налегания* (стр. 204) на брюшной стороне и несколько выпуклая и покрытая гораздо более прочным скелетом спинная сторона. Наиболее яркое выражение такая адаптация находит себе у вымерших Trilobita (рис. 112). Та же, но несколько менее яркая картина имеется у некоторых современных крабов, у некоторых Isopoda, у Palaeostraca. Расширение тела затрудняет погружение животного в мягкий грунт. Такое же тормозящее значение имеет и развитие длинных выростов и шипов, расположенных в плоскости налегания. У трилобитов очень часто имеются боковые шипы на головном (*Euricaris cryptolithus* и др.), на хвостовом (*Dalmanites*) щите или на всех сегментах тела (*Holmia* и др.). Среди Palaeostraca такими же шипами обладали *Belinurus* и другие ископаемые формы.

Иное, а именно чисто защитное значение имеет способность многих из перечисленных нами животных свертываться в дугу на брюшную сторону тела. Таким путем защищается нежная брюшная сторона тела и подставляется вредным внешним воздействиям прочная скелетом спинная. Эта способность широко распространена у трилобитов, у наземных Isopoda, а также, конвергентно,

и у моллюсков *Amphineura*, обладающих членистой спинной раковиной. Отметим, что этой способностью обладают, главным образом, животные с одинаково широким на всем своем протяжении и закругленным на концах телом. Поэтому данная черта не выражена у *Palaeostraca*, даже у тех ископаемых представителей их, которые имели ясно расчлененное брюшко. Только при указанной форме тела брюшная сторона его при скручивании оказывается хорошо защищенной.

Приспособления типа крышечки. Мы видели, что у животных, живущих в трубках или в трубчатых раковинах, вход в трубку очень часто защищается особой, вырабатываемой животным на разные лады крышечкой. Аналогичные приспособления имеются и у некоторых проводящих свою жизнь в норах или узких ходах *Arthropoda*. Весьма оригинальную крышечку образует спереди уплощенная, одетая необычайно прочным хитином голова некоторых муравьев (род *Colabopsis*), при помощи которой они затыкают наружный вход в протачиваемые ими в дереве ходы. Решетчатая цедилка входного отверстия домика *Appendiculariae* служит для защиты входа от поступления внутрь домика слишком крупных пищевых частиц. У *Ascidiae* по краям сифонов мантия образует разное количество (четыре — шесть) полукруглых или треугольных фестонов, которые при сокращении сифональных сфинктеров закрывают отверстия сифонов в виде клапанов, образуя своей совокупностью крышечку.

Приспособления к поднятию над грунтом, естественно, имеются только у сидячих форм, а именно у *Cirripedia* и *Ascidiae*. Для *Cirripedia*, вторично выработавших двустворчатый скелет, они указаны на стр. 219. У асцидий тело обычно прикрепляется ко дну прямо при помощи своего основания, нередко посылающего, от своей туники неправильные корневидные отростки, которые содействуют прикреплению. Однако у отдельных видов, принадлежащих к разным семействам, конвергентно образуется преимущественно за счет туники стебелек, поднимающий тело над субстратом. Среди одиночных асцидий стебелек развит у *Boltenia*, *Cicleolus*, *Fungulus*, *Hypothythius* (рис. 123). При этом интересно, что верхний конец стебелька лишь в редких случаях (*Hypothythius*) составляет продолжение нижнего, базального полюса асцидии. Несравненно чаще стебелек отходит недалеко от ротового сифона, так что животное висит на нем, как плод на ветке. Стебелек имеется и у ряда колониальных асцидий (часть видов *Colella*, *Chondrosta-chys*, *Oxycorynia fascicularis*), причем особи колонии образуют нечто вроде колоса или соцветия на вершине стебля. У колониальных асцидий в стебелек большей частью вытягиваются основания особей.

Приспособления к планктонному образу жизни. В данной группе эти адаптации осуществляются двумя способами. Один заключается в общем уплощении тела и не имеет непосредственного отношения к скелету. Мы находим его, например, у листовидной личинки *Phyllosoma*, принадлежащей лангустам (*Pa-*

linurus), у интересных восьмилучевых сальп Octaenmidae. Гораздо чаще приспособление выражается в образовании скелетом животного различных игол, шипов и отростков, увеличивающих поверхность трения о воду. В этом отношении планктонные личинки раков и взрослые раки напоминают многих других животных планктона. Такие хитиновые выросты характеризуют многих морских Coepoda, некоторых Cladocera (*Bosmina* и др.), личинок zoëa многих Crustacea Decapoda, личинок alima, принадлежащих Stomatopoda, и т. д.

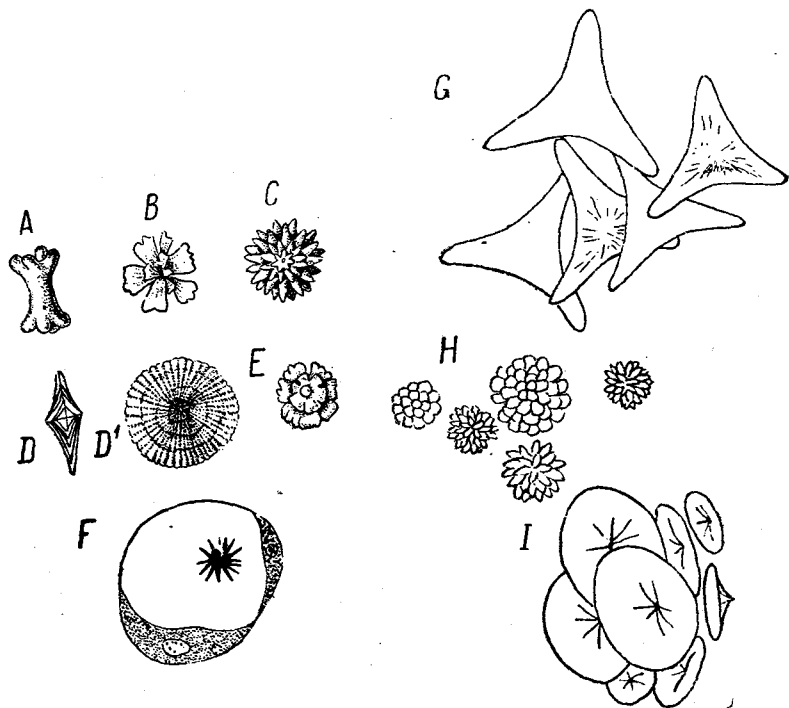


Рис. 124. Различные формы спикул из мантии асцидий. А — *Boltenia pachydermatina*; В — *Leptoclinum perforatum*; С — *Leptoclinum pallidum*; D и D' — *Cystodites philippensis*, с плоскости и в профиль; Е — *Diplosomoides pseudoleptoclinum*; F — молодая спикула внутри полости, образованной многими клетками (из Зеллигера); G — *Echinoclinum verrilli*; H — *Lissoclinum fragile*; I — *Cystodytes dellechiaie* (по Ван-Наме).

Все отростки расположены большей частью в фронтальной плоскости и имеют вид простых или ветвящихся шипов и игол, а иногда нитевидных отростков, усаженных двумя рядами боковых нежных веточек.

Приспособления для упрочнения и защиты животного. Самым простым из приспособлений является утолщение и упрочнение покровов. У *Arthropoda* это выражается в утолщении хитина, а у *Crustacea* и некоторых *Arachnoidea*, кроме того, и в отложении в нем углекислой извести. У асцидий мантия

тоже может утолщаться, уплотняться и принимать даже деревянистый характер. Сравнительно редко применяется животными данной группы защита поверхности тела при помощи посторонних твердых частиц. Однако у некоторых *Ascidiae* к тунике животного снаружи пристают камешки, обломки раковин и т. п., служащие дополнительным средством защиты. Особое видоизменение данного типа защиты имеется у раков отшельников, прячущих нежное брюшко в пустые раковины *Gastropoda*.

Чрезвычайно многочисленны защитные образования в виде шипов, игол, волосков и т. д., усеивающих поверхность тела очень многих *Arthropoda*. Разнообразие их так велико, что они не поддаются краткому описанию.

ВНУТРЕННИЙ СКЕЛЕТ

Группировка внутреннего скелета разных беспозвоночных может быть намечена не столько по морфологическим признакам, сколько по химическому составу, потому что состав скелета большей частью решающим образом отражается и на его форме. Внутренний скелет многоклеточных распадается на три главных раздела.

Минеральный внутренний скелет

Protozoa

Приспособления к планктонному образу жизни (флоттирование). Планктонные организмы представляют один из очень instructивных примеров зависимости организации животных от условий окружающей среды. При этом ряд морфологических особенностей их (в частности их скелета) может быть объяснен воздействием физико-химических особенностей среды. Это объясняется отчасти весьма пассивным характером жизнедеятельности большинства рассмотренных нами планктонтов — кусочки плазмы, носящиеся по воле волн и течений, — а также однородным характером окружающей среды — организм окружен со всех сторон водой. При этом любопытно, что подобная однородность среды не помешала образованию такого разнообразия форм, какое мы находим, например, у *Radiolaria*. Последнее частично, как мы увидим, объясняется тем, что достаточно уже весьма незначительных изменений в физико-химических свойствах среды, чтобы вызвать нередко сильные модификации строения.

Наиболее выдающаяся черта жизни *Radiolaria* заключается в том, что они все время свободно флоттируют, или парят, в морской воде, при этом обыкновенно придерживаясь в своем распространении определенных слоев: одни у поверхности, другие на средних глубинах, третьи на тысячах метров глубины; впрочем размах вертикального распространения может быть и очень широк. Спрашивается, какие условия необходимы, чтобы животное могло неопределенное время находиться во взвешенном состоянии в какой-нибудь жидкости..

С h u n (1903) установил следующую формулу, применимую и к планктонным организмам:

$$\text{Скорость опускания} = \frac{\text{перевес}}{\text{сопротивление формы тела} \times \text{внутреннее трение жидкости}}.$$

Перевес, т. е. разница между удельным весом животного (S) и жидкости (I), есть величина, варьирующая в зависимости от температуры (t) и содержания солей в воде (S').

Сопротивление формы (F) зависит от объема тела (v) и наибольшего поперечника его (q). Следовательно, оно возрастает с уменьшением объема (ибо поверхность маленьких форм относительно больше, чем крупных) и с увеличением поперечника: $F = \frac{q}{v}$.

Внутреннее трение (R), или вязкость жидкости очень быстро убывает при повышении t° и повышается при увеличении содержания солей: $R = \frac{S'}{t}$.

Следовательно скорость опускания — $X = (S - I) \cdot \frac{v}{q} \cdot \frac{t}{S'}$, и тело будет флоттировать, если $X = 0$.

Так как удельный вес протоплазмы, а особенно плазмы со скелетом, > 1 , то для получения $X = 0$ надо, чтобы этот перевес над весом воды компенсировался какими-нибудь иными свойствами организма. Как видно, таким свойством по формуле может быть сопротивление формы. А так как последнее увеличивается с увеличением поверхности и уменьшается с увеличением объема, то мы прежде всего и находим у всех планктонных организмов тенденцию к увеличению поверхности, без одновременного возрастания объема. Выражается эта тенденция морфологически в образовании скелетом животного многочисленных далеко выдающихся в окружающую среду отростков, необычайно распространенных у планктонтов (чтобы убедиться в значении сопротивления формы, достаточно взять лист бумаги и бросить его с высоты на пол, — сначала расправленным, потом скомканным, — легко будет видно, что, при том же объеме, обладающий большей поверхностью расправленный лист будет опускаться гораздо медленнее). Действительно, такие отростки сплошь и рядом дает клетчатковый панцирь *Peridinea*. Влияние этих радиальных иголок еще усиливается сплошь и рядом их вполне определенным положением в теле и особой формой, принимаемой ими. Примером этого могут служить *Radiolaria Acantharia*. Последние нормально всегда держат экваториальный венец своих иголок горизонтально, а при таком положении оказывается, что все иглы их тела торчат в воде либо горизонтально, либо косо, т. е. в наиболее выгодном для увеличения трения о воду положении. Нет ни одной вертикальной иглы (ибо полюсы лишены таковых за очень редкими исключениями), бесполезной в смысле увеличения парящей поверхности. Мало того, с тем же стремлением увеличить силу сопротивления формы надо связать частое превалирование двух или всех четырех экваториаль-

ных игол (находящихся в наиболее выгодном положении) над всеми прочими. Наконец для лучшего упора о воду иглы во многих семействах Acantharia не цилиндричны, но вытягиваются по четырем граням в канты, давая в разрезе крест. По Поповскому, образование именно четырех граней, а не простое сплющивание игол имеет целью использовать две из граней (горизонтальные) для сопротивления силе тяжести, а две вертикальных для подставления широкой плоскости горизонтальным водным токам и для обеспечения более быстрого перенесения животного морскими течениями. Однако первое обстоятельство имеет больший вес, как видно из таких крайних форм, как *Lithoptera*.

Для того чтобы скелет, увеличивая поверхность, не давал вместе с тем вредного повышения удельного веса, скелетные элементы сплошь и рядом становятся полыми (аналогия с костями птиц): таковы иглы у многих Radiolaria Phaeodaria.

Рассмотрим далее второй момент, оказывающий влияние на скорость опускания (X) — внутреннее трение. Мы видели, что оно быстро убывает при повышении температуры, причем, следовательно, скорость опускания флотирующего организма возрастает. Отсюда ясно, что флоттирование в теплой воде гораздо более затруднено, чем в холодной, и требует для своего осуществления наилучших приспособлений. А эти приспособления, как мы только что видели, могут состоять в уменьшении объема тела (причем, само собой, относительно возрастает его поверхность) и в увеличении поверхности тела. И вот Haesker над Radiolaria Phaeodaria подтверждает наше априорное предположение. А именно, формы этих планктонов, пойманные в теплых водах, относительно меньших размеров, чем те же формы или замещающие их близкие родичи из холодных слоев, и обладают гораздо сильнее развитыми отростками скелета, облегчающими их флоттирование. Он нашел, что между обитателями теплых поверхностных слоев и прохладных глубоких слоев, а также поверхностных слоев Арктики и Антарктики с холодной водой, замечается часто громадное различие в объеме. Так, очень распространенная форма *Aulacantha scolymantha* представлена в горизонте 0—200 м подвидом *typica* с тридцатью—сорока иглами и 1—2 мм в диаметре, тогда как встречающийся исключительно в горизонтах 400—1000 м подвид *bathybia* имеет двести—триста игол и 3—4 мм в диаметре (рис. 43 А, В). Столь же велика разница между двумя очень близкими видами *Circoporus* — *C. sexfuscus* с 0—200 м и *C. sexfuscus* с 1000—1500 м. Далее, у глубоководных видов экстракапсулярная протоплазма подпирается разветвленными на концах иглами так туго, что образует сплошной шар, отчего часто и объем увеличен; у поверхностных же тепловодных видов иглы лишены концевых разветвлений и выдаются над общим контуром тела далеко наружу, тогда как внекапсулярная плазма между иглами образует глубокие вдавления; получается при той же поверхности скелета меньший объем тела; при этом такие различия наблюдаются параллельно в нескольких семействах: среди Aulosphaeridae: *Aulo-*

scena verticillus и *A. pelagica*, среди *Sagenosphaeridae*: *Sagenoscena irmingermanica* и *S. elegans*.

Другую важную службу организму скелет выполняет, охраняя его от давления как от односторонних резких толчков при соприкосновении с другими плавающими в воде телами, так и от давления окружающей воды, особенно сильно действующего на глубоководные формы. И здесь можно найти ряд приспособлений, указывающих на то, что эволюция скелета шла по пути наибольшего соответствия законам механики. Прежде всего это соответствие наблюдается очень часто в самой форме скелета. Уже форма решетчатых шаров является весьма прочной и вместе с тем легкой, но очень часто поверхность таких шаров утрачивает закругленность и, слагаясь из многоугольных ячеек, принимает многогранный характер. А между тем инженерная практика учит, что форма многогранника наиболее резистентна по отношению к давлению извне. В этом можно убедиться путем очень простого опыта. Стоит взять шар, изготовленный из какого-нибудь пластичного материала (глина, тесто), и уронить его на пол: на поверхности его тотчас же появится вдавление. Возьмите теперь многогранник из того же вещества и ударьте изо всей силы об пол, и он останется совершенно не измененным. У глубоководных форм, испытывающих наиболее сильное давление, внекапсулярная плазма принимает очень плотную консистенцию, а кроме того, и система подпирающих ее игол получает часто особое устройство, рассчитанное на лучшее перенесение давления. Скелет очень многих *Aulosphaeridae* и *Sagenosphaeridae* имеет вид многогранника, посылающего радиально иглы. Эти иглы отходят не от перекладин шара, а так, что от узловых точек многогранника отходят косо наружу, сходясь по несколько, скелетные палочки, образующие таким образом пучок, или пирамиду; вершина пирамиды продолжается в радиальную иглу, а последняя на своем конце рассыпается на зонтик утончающихся терминально веточек. Такие трехчленные иглы, покрывающие всю поверхность тела, являются как нельзя более хорошо приспособленными к выдерживанию внешнего давления. Во-первых, концевой венчик веточек содействует тому, чтобы приложенное давление падало не на одну точку тела, что вело бы к риску повреждения этой точки, но распределялось сразу на ряд точек. Во-вторых, давление, передающееся далее по второму члену иглы, снова падает не на одну точку поверхности шара, а расходится на пять или шесть подпорок пирамиды. Совершенно такой же тип «устоев» применяется архитекторами при устройстве известного рода подпорок, а в растительном мире находит себе воплощение среди мангровых деревьев. Скелет у некоторых *Phaeodaria*,² которые, по-видимому, проделявают периодические вертикальные миграции, связанные с изменением в давлении, еще более упрочняется тем, что между вершинами соседних пирамид появляются поперечные скрепы (*Sagenoscena*, рис. 43, D). При этом любопытно, что перекладины образуются не на всей поверхности, а у верхнего и нижнего полюсов, т. е. у тех мест, которые подвергаются наибольшему давлению.

нию — одни при поднятии, другие при опускании животного на глубины.

Metazoa

Скелет, состоящий либо из углекислой извести, либо из кремнезема (у губок), имеет соединительнотканное происхождение и закладывается между экто- и энтодермой, т. е. в мезоглее или в мезенхиме. Кремнеземный внутренний скелет встречается только у *Spongia*, известковый — у *Octocorallia*, *Spongia*, *Brachiopoda* и *Echinodermata*. Способ образования этого скелета у всех групп одинаков. Скелет всегда слагается из отдельных микроскопических телец — игол, спикул или склеритов. Иглы всегда закладываются внутриклеточно и лишь позже вторично приобретают межклеточное положение. Большей частью каждая игла закладывается внутри одной клетки, которая во время роста иглы превращается в многоядерный синцитий. Однако у известковых губок наиболее сложные четырехосные иглы закладываются в четырех отдельных клетках и лишь впоследствии зачатки их сливаются в одну сложную иглу.

Судя по присутствию микроскопических известковых пластинок в подкожной соединительной ткани рук у *Brachiopoda*, можно предполагать, что и спиральный скелет рук является продуктом слияния таких первоначально самостоятельных спикул.

Совершенно особенный, на первый взгляд, характер носят спикулы многих асцидий. Эти спикулы рассеяны внутри туники, т. е. собственно вне тела животного, кнаружи от покровного эпителия. Однако в течение развития асцидий *Seeliger* наблюдал, что отдельные мезодермические клетки крови мигрируют сквозь стенки тела в тунику и там размножаются. В части этих клеток, т. е. внутриклеточно и формируются известковые спикулы мантии (рис. 124). Следовательно и здесь способ их образования таков же, как у прочих беспозвоночных. Спикулы асцидий имеют либо простую палочковидную форму, либо образуют нечто вроде шиповатых шаров, которые состоят из многочисленных сходящихся в центре своими внутренними концами палочек. Реже встречаются спикулы в виде гимнастической гири (*Boltenia*) или в виде дисков (*Cystodites*). Итак, спикулы асцидий дают нам парадоксальный пример наружно-внутреннего скелета.

Форма спикул беспозвоночных кажется бесконечно разнообразной, но все же можно наметить некоторые закономерности, находящиеся отчасти в связи с составом игол. Наиболее распространена форма палочки — монаксонный тип (*Silicispongia*, *Calcarea*, *Octocorallia* начальные стадии образования игол *Echinodermata*, *Ascidiae*). Далее мы имеем триаксонный тип у *Hexactinellida*, тетраксонный — у губок, полиаксонный — у губок и *Ascidiae*. Наконец у *Echinodermata* и *Brachiopoda* распространен пластинчатый тип спикул. При внимательном рассмотрении поражает частота встречаемости игол, обладающих тремя лучами, расположенными под углом 120° друг к другу. Таковы тетраксонные иглы губок, венчики боковых

ветвей на иглах *Ostocorallia*, начальные стадии образования игол *Echinodermata*. Весьма вероятно, что на такую форму игол оказывает влияние состав их из известкового шпата. Последний встречается в природе в кристаллах гексагональной системы, представляя комбинацию призм и ромбоэдра. В ромбоэдре оси, проведенные через три плоскости его, лежат в 120° друг от друга, причем нижние плоскости ромбоэдра лежат, чередуясь с верхними. Таким образом, расшифровывая скелет такого кристалла, мы получаем продольную ось, на обоих концах которой и перпендикулярно к ней отходят по три оси, чередующиеся на противоположных концах главной оси. В этом и лежит разгадка строения основного типа известковых игол. В них заложен принцип строения кристалла известкового шпата, который и проглядывает то в одном, то в другом признаке. Если мы возьмем кремнеземные иглы губок, состоящие из аморфного кремнезема, т. е. не подчиненные законам кристаллизации, то они обнаруживают самую разнообразную форму, принадлежа ко всем четырем главным типам. Интересно, что в том числе у них наблюдается иногда и тетраксонная форма. Из этого, нам думается, можно сделать вывод, что при прочих равных условиях тетраксонная форма имеет какие-то физиологические преимущества перед остальными. Таким образом в процессе образования спикул мы видим красивую картину перекреста влияний фактора материала (преобладание ромбоэдрического типа расположения осей в известковом скелете) и фактора филогенетического (различия в окончательной форме спикул у разных групп).

Роговой внутренний скелет

В громадном большинстве случаев внутренний роговой скелет имеет межклеточное происхождение и волокнистую или пластинчатую, концентрически-слоистую структуру. Так устроен скелет роговых губок и *Ostocorallia*, роговые палочки в жаберных филементах *Lamellibranchia*, скелет хоботка *Enteropneusta*.

Только в исключительных случаях мелкие мезоглейные свободные филемента губок (*Reniera*, *Hircinia*) происходят внутриклеточно и этим напоминают минеральные спикулы. Межклеточное происхождение рогового скелета проще всего обеспечивается в тех случаях, когда он возникает на месте соприкосновения двух эпителиев, в виде выделяемой ими промежуточной прослойки (скелет хоботка *Enteropneusta*). Такой скелет отвечает ороговевающим пограничным образованиям червей. У *Diploblastica* роговые волокна образуются внутри футляра из многочисленных клеток эктодермального характера, мигрировавших в мезоглею (*Spongia*, *Ostocorallia*). У некоторых губок (*Dendroceratida*) строение волокон скелета несколько напоминает хрящ в том отношении, что в полостях толстого коркового слоя волокна лежат на поперечном разрезе несколько концентрических венчиков клеток, повидимому выделяющих спонгин на всей своей поверхности; повидимому при росте

волокна клеточные футляры его периодически замуровываются в спонгин и затем заменяются новыми футлярами.

Самую интересную модификацию этого скелета обнаруживает губка *Darwinella* (Dendroceratida). В ее мезоглее рассеяны свободные, определенной формы роговые спикулы. По своему виду эти тельца напоминают трех- и четырехлучевые иглы *Calcareo* и шестилучевые спикулы *Hexactinellidae*. Они лишь не имеют геометрической правильности минеральных спикул, и число лучей у них колеблется от двух до девяти. По некоторым наблюдениям эти роговые спикулы формируются сначала в виде разветвленных выростов

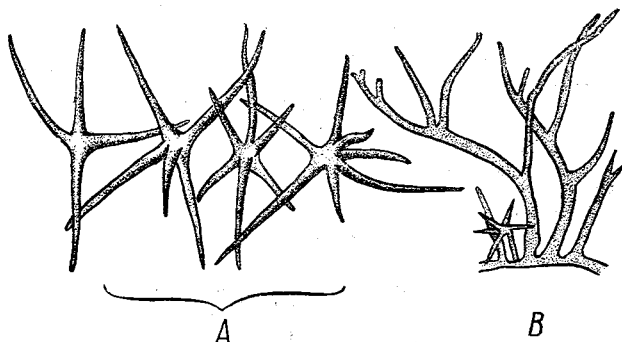


Рис. 125. Роговой скелет губки *Darwinella*. А — отдельные роговые спикулы, рассеянные в мезоглее; В — участок общего скелетного остова губки с отделяющейся от него спикулой при меньшем увеличении, чем А (из Кюкенталя).

общего древовидного рогового скелета *Darwinella*, которые затем отрываются от осевого скелета и, таким образом, оказываются свободнолежащими в мезоглее (рис. 125).

Приведенный случай чрезвычайно интересен, ибо обнаруживает переплетение сближающего (конвергирующего) влияния функции и разъединяющего (дивергирующего) воздействия материала. Роговой скелет по своей сущности склонен к цельной волокнистой, у губок древовидной форме, но физиологические требования поддержания тела, выражающиеся у прочих губок в образовании многолучевых разбросанных в мезоглее минеральных игол, заставляют и роговой скелет принять эту несвойственную для него форму.

Хрящевой и соединительнотканый внутренний скелет

Данный тип скелета столь спорадически встречается у беспозвоночных, что не дает материала для рассмотрения его адаптивных особенностей. В смысле гистологического строения хряща обычно у беспозвоночных различают два разные его типа. Один из них представлен хрящом *Cephalopoda* и периферическими ча-

стями субрадулярного хряща некоторых *Gastropoda* (рис. 126). Он состоит из обильного промежуточного вещества с разбросанными в нем отдельными разветвленными клетками, лишенными явственных окружающих капсул и анастомозирующими при помощи своих отростков. Второй тип наблюдается в субрадулярном хряще *Gastropoda*, в жаберных хрящах *Polychaeta* и в жаберных же хрящах

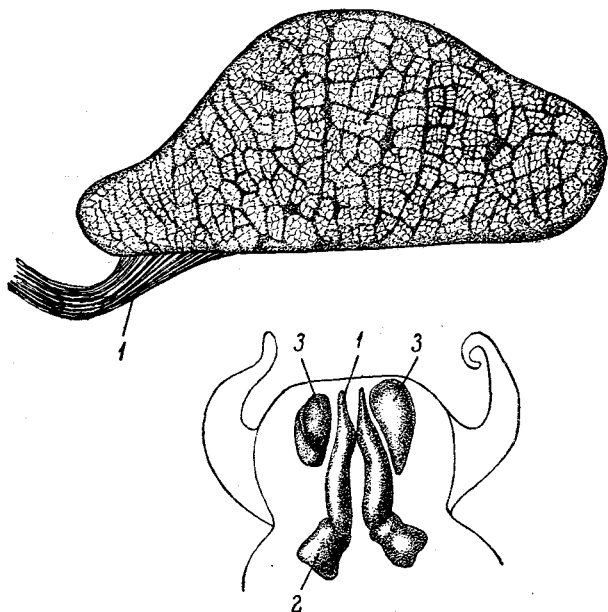


Рис. 126. Снизу — *Patella coerulea*; голова животного с лежащим в ней субрадулярным хрящевым аппаратом.

1 — передний хрящ; 2 — задний хрящ; 3 — боковые хрящи. Сверху — *Fissurella graeca*; поперечный разрез через передний субрадулярный хрящ.

1 — мышца, связывающая оба передних субрадулярных хряща.

Limulus. Здесь вещество хряща имеет пенистую структуру, причем ячейки пены заняты клетками хряща, а стенки ячеек образованы основным межклеточным веществом. Часто можно видеть, что пенистая масса хряща возникает последовательным делением заключенных в ней клеток. Различимы ячей большего размера, с более толстыми стенками, а внутри них по четыре ячей меньшей величины с тонкими стенками. Ясно, что каждая большая ячейка есть результат деятельности одной последовательно делящейся исходной клетки. Оба типа хряща беспозвоночных отвечают по своему строению молодому, или эмбриональному хрящу позвоночных. Последний тоже закладывается в виде как бы паренхиматозных хрящей и у *Cyclostomata* сохраняет эту структуру в течение всей жизни. Хрящ

Cephalopoda напоминает молодой хрящ позвоночных, особенно своими межклеточными соединениями. Итак, в общем хрящ беспозвоночных до известной степени останавливается на одной из стадий развития хряща позвоночных.

К соединительнотканному скелету данной категории мы относим хорду или спинную струну *Tunicata*. Из адаптивных признаков этого органа у низших хордовых можно, пожалуй, указать на рядовое расположение клеток, его составляющих. Действительно, однорядное или вообще правильное рядовое расположение формирующих клеток является, повидимому, одним из наиболее целесообразных, если не необходимых условий образования органического осевого скелета жаберных нитей *Polychaeta* и струны *Tunicata*. Сплошной столбик энтодермальных клеток, составляющий ось щупалец гидроидных полипов, имеет тоже, несомненно, и опорное значение. Помимо того что расположение клеток в один ряд в нитевидных и щупальцевидных образованиях наиболее выгодно в смысле экономии пространства, оно, вероятно, представляет преимущество и в смысле увеличения гибкости получающейся скелетной оси. Образование оси из ряда самостоятельных элементов (клеток) делает ее способной сгибаться в той же мере, как у более крупных животных, гибкость оси обеспечивается правильным рядовым расположением многоклеточных скелетных элементов («позвонки» *Echinodermata*, позвонки *Vertebrata*). Таким образом в данном случае намечается две категории аналогий строения хорды *Tunicata*: более глубокие аналогии с *Polychaeta* и *Hydroidea* и более отдаленные аналогии с иглокожими и позвоночными.

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О СКЕЛЕТЕ

Постараемся теперь дать в нижеследующем некоторые обобщения, основанные на обильном фактическом материале, с которым мы только что познакомились. Сравнивая строение скелета различных групп беспозвоночных, можно подметить, с одной стороны, некоторые общие для большинства групп правила образования скелета; с другой стороны, становится ясной связь строения скелета с образом жизни данной группы животных.

1. П о д б о р м а т е р и а л а. Эволюция скелетов, имеющих характер раковин, трубок или домиков, обыкновенно проходит через ряд следующих этапов: а) чисто органический скелет студенистой или хитиноидной консистенции (*Arcella* из *Rhizopoda*, *Cerianthus* из *Hexacorallia*, *Myxicola* из *Polychaeta*, часть мшанок, часть *Ostracoda*); б) органический остов инкрустируется посторонними частицами, главным образом, песчинками (агглютинирующие *Rhizopoda*, некоторые *Phaeodaria*, *Onuphis* из *Polychaeta*); в) органический остов пропитывается солями углекислой извести или кремнеземом, агглютинации нет (*Polystomella* и др. из *Rhizopoda*, большинство *Radiolaria*, *Spirorbis* из *Polychaeta*, *Retepora* и др. из *Bryozoa*, часть *Ostracoda*). Эти изменения вызываются тенденцией к упрочнению

раковины (агглютинация), без сопутствующего этому чрезмерного увеличения веса ее (замена агглютинации пропитыванием минеральными солями).

2. Экономия строительного материала. В общем можно сказать, что животное достигает максимальной прочности скелета при минимальной затрате материала. Достигается это разными способами. В ряде случаев сильному упрочнению раковин без чрезмерной затраты материала способствует образование на поверхности раковины системы ребер, перекладин, гребней и т. п. из того же материала. По законам механики покрытие раковины решеткой таких выступов в той же мере делает ее более прочной, как наложение сплошного слоя скелетного вещества той же вышины, как выступы. Напомним о скульптуре раковин *Rhizopoda*, о решетке перекладин у некоторых *Tintinnoidea*, о гребешках на поверхности раковин *Lamellibranchia* и *Brachiopoda*. Другой способ экономии материала заключается в устройстве пористого скелета, который имеет ту же прочность, как и сплошной (*Rhizopoda*, *Radiolaria*, *Porosa* из *Hexacorallia*, *Hippurites* из *Lamellibranchia*, створки *Cirripedia*). Наконец третий способ наблюдается у форм, где наружный скелет периодически меняется. Мы наблюдаем его у многих *Arthropoda*, где внутренние слои старого, спадающего хитинового панцыря разъедаются действием личочных желез, причем продукты растворения, как предполагают, идут на построение нового хитина. Еще более рельефный пример дают инволютные раковины некоторых *Gastropoda* (например *Conus*, *Auricularia*), у которых по мере образования новых оборотов раковины, целиком прикрывающих предыдущие, последние более или менее резорбируются, отдавая свою углекислую известь наружным оборотам.

3. Экономия энергии при закрывании или раскрывании раковин и домиков. Различные приспособления, служащие или для закрывания входа внутрь облекающего животное панцыря или для раскрывания его, сплошь и рядом действуют не при помощи мышц (на что нужна постоянно большая затрата энергии), а автоматически. Автоматически захлопываются сложные колпачки гидрантов у некоторых *Hydroidea*, автоматически закрывается крышечка (*Chilostomidae*) или кольцевой воротничок (*Stenostomidae*) у мшанок, то же следует сказать о крышечке некоторых *Tintinnoidea*. С другой стороны, всем известно автоматическое раскрывание створок *Lamellibranchia* под влиянием лигамента.

4. Экономия поверхности раковины. Для очень многих типов раковин самым простым средством экономии поверхности является вытягивание раковины в длину, превращение ее в замкнутую на одном конце трубку. Однако вытягивание раковины за известные пределы приводит к ее чрезмерной громоздкости и делает ее слишком ломкой (см. сказанное о *Rhizopoda*). Поэтому у большинства животных, обладающих трубчатой раковиной, наблюдается тенденция к уменьшению ее поверхности, что чаще всего

достигается закручиванием раковины в спираль. Этим объясняется широкое распространение спиральных раковин у самых различных групп (*Rhizopoda*, *Spirorbis* из *Polychaeta*, *Gastropoda*, *Cephalopoda*, рудисты из *Lamellibranchia*, некоторые личинки насекомых).

5. Р е д у к ц и я с к е л е т а, нередко наблюдаемая у беспозвоночных, проходит через ряд этапов, причем эти этапы приблизительно совпадают у различных, крайне далеких друг от друга групп животных. Во-первых, очень часто минеральный скелет (всегда содержащий органический остов) при редукции скелета сначала заменяется роговым, а затем уже происходит дальнейшая атрофия и этого органического скелета. Через эти стадии проходит скелет кремнеземных губок (от *Silicispongia* к *Myxospongia*), скелет плавающих *Gastropoda* (*Heteropoda*) и многих ползающих *Opisthobranchia*, скелет *Cephalopoda*, известковые пластинки створок у некоторых *Cirripedia*.

Другая, часто повторяющаяся при редукции минерального скелета черта, это — как бы распыление первоначального сплошного, массивного скелета на отдельные микроскопические спикулы, после чего наступает полное исчезновение скелета. Пример этому мы видим в двух независимых рядах *Gastropoda*: у *Pulmonata* и у *Opisthobranchia*, у *Aplousophora* из *Amphineura*; таково же, быть может, происхождение известковых спикул в подкожной соединительной ткани некоторых *Brachiopoda*.

6. Р а с п о л о ж е н и е в х о д н ы х о т в е р с т и й в р а к о в и н ы и д о м и к и. В преобладающем большинстве случаев раковины, трубки и домики разных беспозвоночных обладают единственным входным отверстием. Однако среди очень многих далеких друг от друга групп разбросаны там и сям примеры, когда в полость раковины ведут два или даже большее число отверстий. Значение увеличения числа отверстий, влекущего за собой большую доступность раковины или домика для врагов и т. п., различно в двух категориях случаев. Одну категорию образуют формы, у которых оболочка не находится в органической связи с телом, являясь скорее домиком, или чехликом. В таких случаях присутствие второго отверстия в оболочке облегчает животному бегство из нее при наступлении опасности. Одно из отверстий служит в качестве запасной двери на случай бегства. Таковы трубки некоторых червей (*Onuphis*), чехлики ручейников, домики аппендикулярий (где вместо отверстия функционирует тонкостенный участок домика), наконец возможно, что и раковины *Rhizopoda* с двумя и более устьями (*Rhabdammina*, *Lagena distoma*). Другая категория состоит из животных с присосей к телу раковиной; здесь обыкновенно присутствие двух и более отверстий позволяет животному правильно регулировать ток воды, поступающей в полость раковины и несущей с собой кислород для органов дыхания и пищу к ротовому отверстию. Таковы нежные трубочки некоторых *Tintinnoidea* из инфузорий, а главным образом раковины моллюсков: *Fissurella*, *Haliothis* из *Gastropoda*, все *Scaphopoda*; у *Lamellibranchia* щель между

створками раковины одна, но отверстий, ведущих в полость мантии, нередко значительно больше из-за местных срастаний краев обеих мантийных складок (однако иногда у зияющих форм и раковина получает два постоянно открытых отверстия — *Solen*).

7. Скелет планктонных животных обнаруживает много интересных особенностей, но, не желая повторяться, мы отсылаем читателя к параграфу, говорящему о скелетах радиолярий. Скажем только, что все сказанное о планктонных Protozoa в главных чертах правильно и для многоклеточных планктонтов, например многочисленных Entomostraca и др.

8. В скелетной системе более чем во всех других сказывается громадное значение аналогий и конвергенций в процессе эволюции животного мира. Необычайный параллелизм не только в дефинитивной форме скелетов, но и в их этапах развития или, наоборот, в этапах их редукции, как нельзя более ясно показывает, что, помимо особенностей образования скелета, характеризующих отдельные группы животных, имеются закономерности более общего порядка, управляющие формированием скелета определенного типа во всем животном мире.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

В том или ином виде пищеварительный аппарат свойственен всем животным. В тех редких случаях, когда первичная пищеварительная система редуцируется, она функционально заменяется какими-нибудь другими элементами тела животного. Оставляя в стороне Protozoa с их совершенно своеобразным строением и функционированием пищеварительных органелл, мы находим среди Metazoa довольно стройную картину постепенного усложнения пищеварительной системы, которое идет параллельно с общим усложнением организации животного. Отступления от этого прогрессивного изменения мы находим лишь в тех случаях, когда животные переходят от своего основного типа питания, а н и м а л ь н о г о к с а п р о ф и т н о м у, т. е. у некоторых паразитов (Cestodes, Acanthocephala, *Sacculina* и др.). Совершенно особняком стоит пищеварительный аппарат губок, т. е. первого типа Metazoa.

ТИП ГУБОК (Spongia)

Под пищеварительной системой губок следует понимать всю сложную канальную систему, пронизывающую их тело. Общее своеобразие губок, выражающееся в том, что у этих животных понятие особи, индивидуальности чрезвычайно слабо проявлено, что они в значительной мере еще похожи на простые колонии одноклеточных организмов. Это своеобразие находит себе отклик и в строении пищеварительной системы. Действительно она не поддается сравнению с таковой прочих Metazoa и обнаруживает совершенно оригинальное устройство.

Прежде всего следует заметить, что функции канальной системы губок всеобъемлющи, и потому называть ее пищеварительным аппаратом не вполне правильно. Известно, что стенки канальной системы и сами каналы, помимо пищеварения, служат еще для дыхания, для экскреции, для выведения половых продуктов.

Проследить постепенное филогенетическое развитие канальной системы губок довольно трудно, но можно наметить ряд градаций последовательного усложнения пищеварительного аппарата, встречаемого нами у разных губок.

1. Самые простые отношения имеются у некоторых Calcareя Номосоела, например у *Leucosolenia* (рис. 127). Мешковидное тело одиночной особи губки одето тонким слоем эктодермальных клеток вплоть до выводного отверстия (osculum) губки. Внутренняя, или парастральная полость губки выстлана высокими жгутиковыми клетками энтодермы, а между обоими пластами имеется тонкая

прослойка мезоглеи. Поверхность тела покрыта множеством тонких пор, ведущих в парагастральную полость. Каждая пора имеет внутриклеточное положение, пронизывая собой крупную эктодермальную клетку — *пороцит*. Сокращением плазмы пороцита пора может временно закрываться. Указанные поры в физиологическом отношении отвечают ротовым отверстиям, ибо через них в парагастральную полость все время струится вода с взвешенными в ней пищевыми частицами. Морфологически поры возникают вне всякой связи со ртом, или бластопором гастролы, который замыкается при оседании гастролы ртом на субстрат. Таким образом поры губок, совокупность которых отвечает рту прочих Metazoa, — суть образования *sui generis*. У губок мы имеем первый пример многоротости, или *полистомии*, явления весьма редкого у Metazoa.

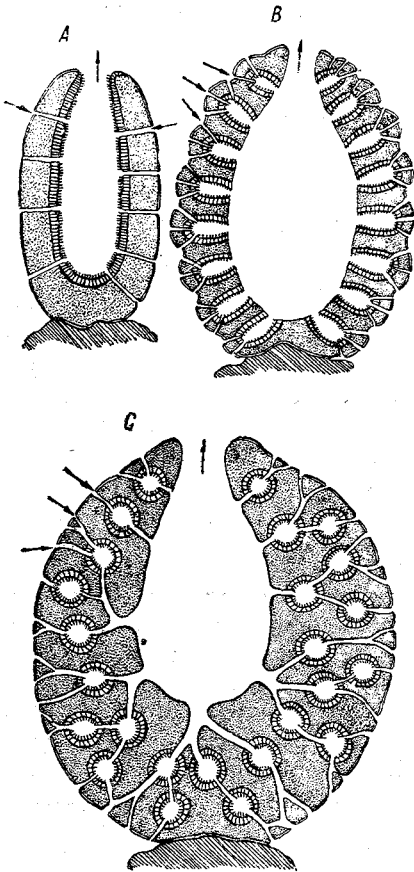


Рис. 127. Разные типы канальной системы губок. А — тип *Calcarella Homoscoela* (аскон); В — *Calcarella Heteroscoela* (сикон); С — тип *Tetrahymena* (лейкон) (из Догеля по Гессу).

этого на уровне вершины воротничков получается как бы сплошная перепонка (перепонка Sollas), пронизанная лишь отверстиями, через которые выходят жгутики (рис. 128, В). Другие знатоки губок (*Vosmaer*, *Pekelharing*) отрицают существование перепонки Sollas. Ближе к основанию хоаноцита лежит ядро, а основание жгутика прикрепляется к сильно красящемуся железным гематоксилином зерну — базальному зерну жгутика. Зерно по

Клетки энтодермы губок, захватывающие и переваривающие пищу, имеют оригинальную форму *хоаноцитов*. Это — высокие клетки с единственным жгутиком, отходящим от свободной поверхности и окруженным высоким плазматическим воротничком. Воротнички в одних случаях очень узки, иногда же расширяются к концу воронкообразно, так что при тесном соседстве хоаноцитов даже соприкасаются друг с другом. Sollas (1888), а затем Dendy утверждают, что здесь дело идет еще дальше и воротнички соседних клеток сливаются своими несколько отогнутыми краями. Вследствие

этого на уровне вершины воротничков получается как бы сплошная перепонка (перепонка Sollas), пронизанная лишь отверстиями, через которые выходят жгутики (рис. 128, В). Другие знатоки губок (*Vosmaer*, *Pekelharing*) отрицают существование перепонки Sollas. Ближе к основанию хоаноцита лежит ядро, а основание жгутика прикрепляется к сильно красящемуся железным гематоксилином зерну — базальному зерну жгутика. Зерно по

М. R o b e r t s o n (1910) играет, кроме того, роль в делении ядра хоаноцита: зерно делится надвое, и его дериваты ложатся на полюсах ядерного веретена, отвечая центрозомам. Наконец ряд авторов (F. S c h u l z e, V o s m a e r, P e k e l h a r i n g) наблюдали в апикальной части хоаноцита вакуоль, которую они считают, по-видимому основательно, пульсирующей. H i r s c h l e r (1924) нашел в хоаноцитах бадяги округлый пузырек с сильно осмирующей

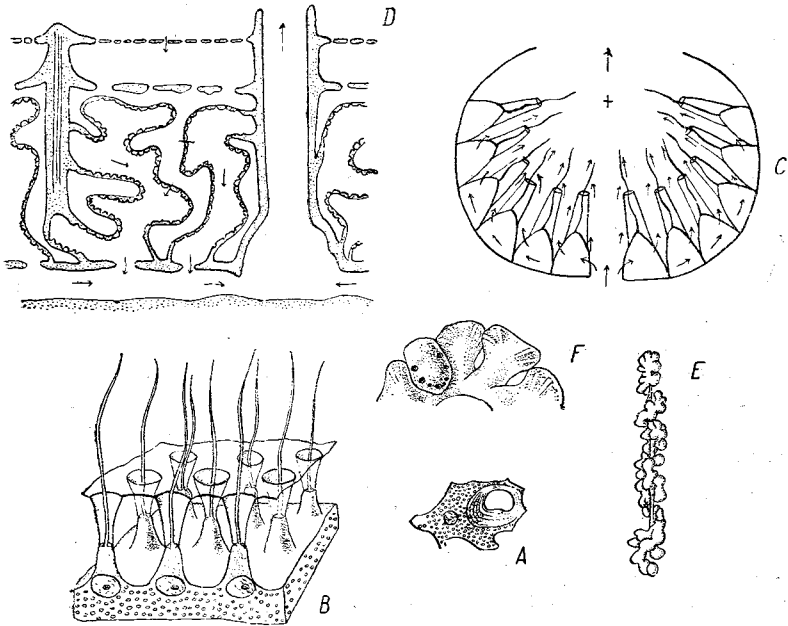


Рис. 128. *A* — Эктодермальный породит, пронизанный порой (по М и н ч и н); *B* — участок жгутиковой камеры с перепонкой Солла, отрицаемой большинством авторов (по Д е н д и); *C* — схема водяных токов в жгутиковой камере (по В а н Т р и г г т); *D* — схема строения канальной системы *Spongilla*; *E* — столон паразитического полипа *Polypodium hydriforme* с многочисленными полипоидными почками на нем (по У с о в у); *F* — небольшой участок столон с зачатками полипов, у которых эктодерма впячена внутрь энтодермы.

щимися (как у пульсирующих вакуолей Protozoa) стенками. Чрезвычайное сходство хоаноцитов с воротничковыми жгутиконосцами (Choanoflagellata) делает нахождение в них пульсирующей вакуоли вероятным.

Вода, попадающая в парагастральную полость через поры, освобождается хоаноцитами от пищевых частиц и выгоняется из полости через osculum.

2. Первое усложнение замечается у *Calcarea Heterocoela* типа *Sycon* (рис. 127, *B*). Стенки тела образуют многочисленные конические полые выпячивания, на внутреннюю выстилку которых ухо-

дит вся энтодерма. Парагастральная полость выстилается плоскими эктодермальными клетками. Полости конусов получают название жгутиковых каналов. Поры, пронизывающие стенки конусов, называются здесь *прозопиями*, тогда как отверстие, ведущее из каждого жгутикового канала в парагастральную полость, есть *апопиль*.

3. Однако у большинства *Calcarea Heterocoela* и у кремнеземных губок стенки тела сильно утолщаются за счет мезоглеи, и промежутки между конусами заполняются, — поверхность губки становится сплошной. Только вершина каждого жгутикового канала сообщается с внешней средой при помощи единственного прозопия, тогда как бока канала погружены в мезоглею. Губки имеют подобную структуру обычно лишь во время некоторых стадий развития (например стадия *ghagon* у *Oscarella*). *Plakina* ближе других губок стоит к этому типу.

4. Обыкновенно же параллельно с утолщением стенок тела идет установление связи камер с внешней средой посредством образования *приводящих каналов*. Последние представляют собой более или менее глубокие впячивания наружной поверхности губки, заходящие между камерами и сообщающиеся с последними при помощи нескольких для каждой камеры прозопий. Наряду с этим процессом происходит и аналогичное образование впячиваний и со стороны парагастральной полости, так что теперь камеры смотрят своими апопиями не прямо в эту полость, а в ее выпячивания, которые получают названия системы *отводящих каналов*.

Подобный характер канальная система имеет в общих чертах у *Tetrahonia*.

5. Следующая фаза усложнения заключается в возникновении особой *субдермальной полости* (рис. 128, D). А именно, следует себе представить, что будто средние отделы всех приводящих каналов, расширяясь в тангентальном направлении, слились друг с другом и образовали общую подкожную полость, которая с наружной средой сообщается бывшими отверстиями приводящих каналов (их зовут здесь *остиями*), а вглубь продолжается в сохранившиеся раздельными глубокие участки приводящих каналов; они одни только и сохраняют здесь название приводящих каналов. Наружная тонкая стенка субдермальной полости, называемая *эктозой*, связана с толстой внутренней массой губки посредством отдельных столбиков мезоглеи. Камеры и отводящие каналы устроены по предыдущему типу. К данному типу относятся *Cognasporangia*.

6. Наконец у некоторых представителей *Hexactinellidae* (рис. 129) образование субдермальной полости сопровождается формированием аналогичной (субатриальной) полости за счет средних частей отводящих каналов. Кнаружи эта полость продолжается в отводящие каналы, кнутри открывается порами в парагастральную полость. На самом деле процесс образования обеих полостей идет не так просто, как мы описали, но, главным образом, путем местного расщепле-

ния в тангентальном направлении мезоглеи у развивающейся губки. Сначала возникают отдельные параллельные поверхности тела щелевидные полости, которые потом сливаются в общую гиподермальную или субатриальную полость.

У отдельных представителей губок имеются многочисленные отклонения от намеченных шести главных типов.

Физиологическая картина пищеварения разработана, главным образом, в исследованиях Н. van Trigt (1919) и N. Pourbaix (1931, 1934). Уже давно известно, что течение воды в системе каналов

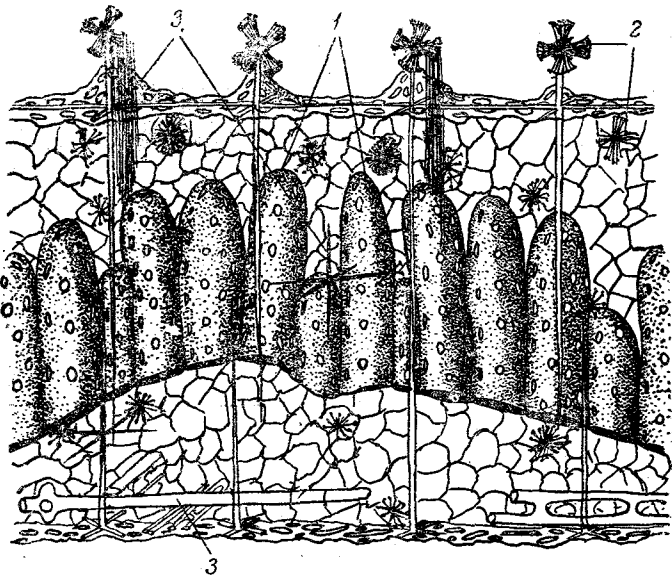


Рис. 129. Разрез через стенку тела *Walteria flemmingi* (Hexactinellidae).

1 — вытянутые жгутиковые камеры; 2 — флорикомы, или ветвистые трехосные иглы скелета; 3 — другие скелетные элементы (из Кюкенталля).

вызывается хоаноцитами, которые ударяют жгутиками, по старым сведениям, всегда в одном направлении, а именно к парагастральной полости, наподобие весел. Van Trigt прежде всего устанавливает, что подобный способ биения жгутиков наблюдается лишь при сильном утомлении клеток, перед полной остановкой жгутиков. Нормально же жгутик во время биения дает волнообразную спираль, волны которой идут от его основания к концу. Вследствие такого характера движения по оси спирали получается сильный ток воды, идущий от клетки, а с боков клетки, наоборот, имеются токи, идущие к ней. Для того чтобы производимые клетками центробежные токи гнали воду у камер в отводящие каналы, клетки располагаются особым образом. А именно, все хоаноциты каждой камеры смотрят своими

жгутиковыми концами от прозопилий к апопилю, причем иногда концы жгутиков даже торчат в апопилю (рис. 128, С). Вследствие этого все частичные токи отдельных клеток соединяются в один ток, направленный к апопилю (т. е. на рисунке — вверх). Пищевые частицы отфильтровываются из обтекающей клетки воды и заглатываются хоаноцитами. По старым представлениям пища попадает внутрь воротничка и там поступает в тело клетки. Van Trigt и в этом отношении отмечает сходство хоаноцитов с Choanoflagellata, ибо твердые частицы поступают в их тело вне воротничка, у его основания, приносимые туда вышеупомянутыми боковыми токами воды. Скармливая губке порошок кармина, van Trigt видел, что заглоченные зерна кармина подходят к основанию клетки, которое затем дает отросток в мезоглею. Потом отросток втягивается, и зерна остаются в мезоглее, где впоследствии подхватываются амебоидными клетками, или археоцитами. Хоаноциты захватывают пищевые частицы только очень малого размера. Относительно более крупных частиц van Trigt, подобно предыдущим авторам, полагает, что они захватываются еще до камер концевыми частями приводящих каналов. Такие частицы тоже захватываются амебоцитами; частицы, чересчур крупные для того, чтобы поместиться в одном амебоците, окружаются целой группой последних (Cotte, 1904).

Через стенки проводящих каналов наблюдалось попадание в мезоглею таких крупных объектов, как *Euglena*, *Stylonychia* которые в мезоглее быстро распадались. Pourbaix (1934) наблюдала захват и переваривание бактерий. По Haesckel, важнейшей пищей губок служит мелкий органический детрит. Кроме того, по мнению Haesckel, Lendenfeld, а особенно Pütter (1909—1911), губки могут питаться всасыванием растворенных в воде органических веществ. Опыты Loisel с краской конгрозот обнаруживали последнюю в вакуолях некоторых клеток мезоглеи; повидимому окончательное переваривание пищи происходит, как у Protozoa, внутриклеточно.

В последней своей работе Pourbaix (1934) говорит, что восприятие пищи у губок происходит тремя способами: 1) у *Calcarea* имеет место проникновение пищи в хоаноциты и переваривание внутри них; 2) у *Suberites*, *Halichondria* пища проникает в хоаноциты и потом переходит в амебоидные археоциты; 3) у *Hippospongia*, *Pellina* пища проникает в археоциты и в них же и переваривается. У последнего типа губок археоциты гораздо крупнее хоаноцитов, которые объединены в совсем небольшие камеры.

Относительно дефекации van Trigt сообщает, что он наблюдал в амебоидных клетках у стенок отводящих путей крупные вакуоли, содержавшие скопления зерен. Эти вакуоли постепенно выпячивались в просвет отводящего канала и затем изливали в канал свое содержимое. Зерна вакуолей состояли из непереваримых остатков. Таким образом дефекация не сопровождается выходом амебоцитов из тела губки, а состоит лишь в опорожнении их вакуолей.

Имеются данные о выбрасывании непереваримых остатков и на наружной поверхности тела губки, но эти факты еще недостаточно проверены.

У зеленых бадяг (*Spongillidae*) имеющиеся в их мезоглее симбиотические зоохлореллы все время частично гибнут, разрушаются и идут на питание губки.

Как видно из сделанного нами описания, пищеварительная система губок, действительно, столь своеобразна, что не допускает сравнений с другими типами *Metazoa*. Известную аналогию со ртом других *Metazoa* и с их порошицей представляет, с одной стороны, совокупность поверхностных пор, с другой — оскулум губок.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (*Coelentera*)

Полипоидные формы *Hydrozoa*

У низших представителей кишечнополостных, а именно у полипоидных форм класса *Hydrozoa* пищеварительная система имеет схематически простое устройство. Мешковидное тело полипа, например гидры, одето до краев рта эктодермой. Ротовая окружность обозначает границу между обоими зародышевыми пластами, ибо вся внутренность полипа выстлана энтодермальными клетками. Получающийся цельный энтодермальный мешок и представляет собой гастральную, или гастроваскулярную систему. Сюда принимается пища, здесь происходит пищеварение и отсюда через рот выбрасываются непереваримые остатки. Гистологическое строение энтодермы *Hydrozoa* повсюду сходно, причем она в большинстве случаев состоит из двоякого сорта клеток: *пищеварительных* и *железистых*.

Пищеварительные клетки (рис. 130) более крупны, массивны и выдаются в просвет гастральной полости. На свободной поверхности их имеется по одному-два жгутика (*Hydra*, *Gemmaria* и др.). В других случаях, например в так называемых щупиках сифонофор часть энтодермальных клеток обладает многочисленными мелкими ресничками. Наконец во многих случаях мерцательные волоски на клетках энтодермы отсутствуют, как, например, у большей части клеток сифонофор. Весьма характерна для энтодермы всех *Coelenterata* способность образовывать на своей свободной поверхности псевдоподии, то короткие и сравнительно мало подвижные (*Hydra*), то чрезвычайно тонкие, длинные и гибкие (*Siphonophora*). Эта черта особенно важна потому, что она указывает на способность клеток к интенсивному внутриклеточному пищеварению. У всех *Coelenterata* пищеварительные клетки захватывают псевдоподиями твердые кусочки пищи и переваривают их, нередко с образованием пищевых вакуолей.

Интересное строение имеют некоторые клетки в «щупиках» *Siphonophora*. Так, у *Apoemia uvaria* С h u n описал особые крупные двуядерные клетки с мерцательными вороночками (рис. 130, *A* и *B*). От свободного конца клеток отходят загнутые в виде железной печной трубы вороночки с расширяющимся к концу каналом, у отвер-

ствия которого сидит султан длинных ресниц. Willem нашел то же, но говорит, что ресницы отходят не от конца воронки, а от тела клетки и несколько вдаются внутрь воронки. Биения этого пучка ресниц загоняют внутрь воронок кусочки пищи (или, в опытах, зерна туши), которые поступают потом в плазму клеток и перевариваются. Таким образом здесь энтодермальные клетки снабжены как бы ртом, глоткой и околоротовыми ресничками, напоминая в этом отношении пищеварительный аппарат инфузорий.

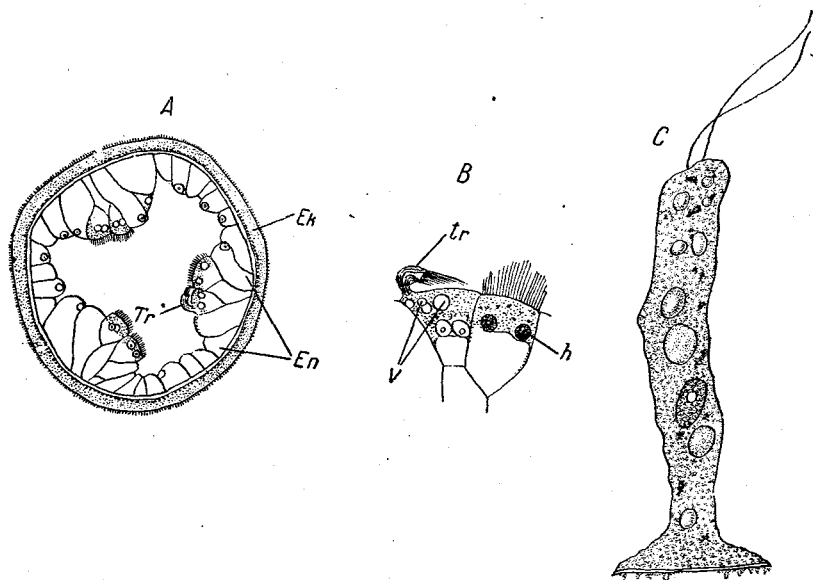


Рис. 130. А — поперечный разрез через щупик *Apolemia usaria*. Энтодерма образует три продольных валика мерцательных двуядерных клеток. Некоторые из этих клеток (В) снабжены мерцательной воронкой: *tr* — мерцательная воронка; *h* — ядро мерцательной клетки; *v* — вакуоли в клетке; *Ek* и *En* — экто- и энтодерма (по Х у н); С — энтодермальная клетка *Hydra* (по К. Ш н е й-д е р у).

В связи с усиленным питанием, в энтодерме Coelenterata накапливаются особые сильно преломляющие свет шарики, повидимому белкового характера («протеиновые шары»).

Что касается железистых клеток, то они значительно мельче, тоньше пищеварительных и переполнены зернами секрета, который поступает в просвет кишечника прорывом поверхности клеток.

Несмотря на общую простоту устройства, кишечник Coelenterata дифференцируется на отделы либо в анатомическом, либо в гистологическом отношении. Так, прежде всего следует выделить ту часть энтодермы, которая выполняет щупальца. В этом отношении гидроидные полипы представляют два резко выраженные типа. У одних (*Hydra*, арканчики Siphonophora) щупальца полые и содержат продолжение общей гастральной полости. Эти продолжения выстланы

обыкновенной энтодермой, но дифференцированы в том отношении, что в них никогда не попадает заглоченная животным добыча.

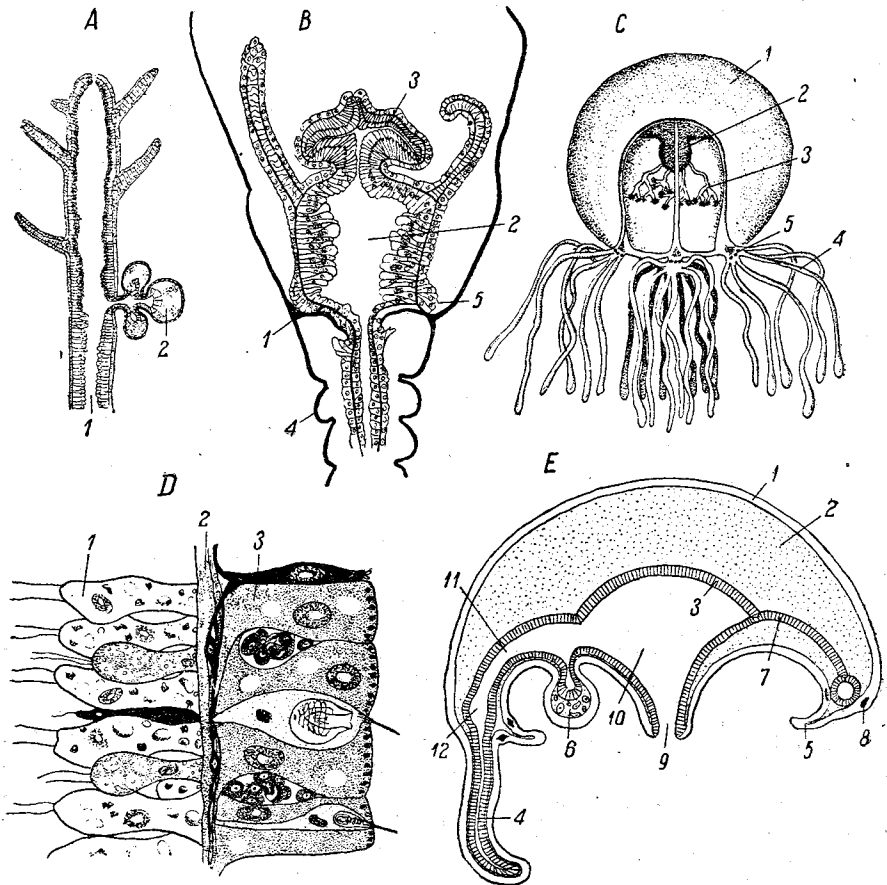


Рис. 131. А — полип *Clava multicornis* (Leptolida).

1 — стебелек полипа; 2 — гонофоры.

В — продольный разрез полипа *Laomedea flexuosa*.

1 — диафрагма; 2 — гастральная полость; 3 — хоботок; 4 — стебелек; 5 — энтодерма.

С — медуза *Bougainvillia ramosa* (Leptolida).

1 — студенистое вещество; 2 — ротовой хоботок; 3 — ротовые щупальца; 4 — краевые щупальца зонтика; 5 — глазки.

Д — разрез стенки тела гидры (*Hydra*).

1 — энтодерма; 2 — базальная мембрана; 3 — энтодерма.

Е — схематический разрез через гидроидную медузу.

1 — энтодерма; 2 — мезоглия; 3 — энтодерма; 4 — щупальце; 5 — парус; 6 — гонада; 7 — катамальная пластинка; 8 — первое кольцо; 9 — рот; 10 — желудок; 11 — радиальный канал; 12 — кольцевой канал (все рисунки из Кюкенталя).

У большинства гидроидных полипов (рис. 131, А и В) щупальца суть плотные образования, ось которых состоит из одного ряда

энтодермальных клеток, расположенных в виде столбика монет. Кроме щупальцевой энтодермы остальная полость кишечника полипов тоже испытывает разграничение. Даже у гидр (например у *Hydra viridis*) она ясно анатомически разделена на собственно желудок и на более тонкий стебельковый отдел, в который по наблюдениям Marshall и Greenwood никогда не проникает заглоченная добыча. У колониальных гидроидов имеется еще более ясное деление на желудок и на канал ножки гидранта, в некоторых же случаях (часть Campanularidae) происходит перетяжка тела у основания ротового конуса, и тогда сам желудок имеет два отдела, хотя и не разнящихся гистологически.

У полипоидных особей Siphonophora в гастрозооидах и щупиках энтодерма желудка образует продольные валики, иногда в строго определенном числе, причем клетки валиков отличаются от клеток межлежащих частей энтодермы. Так, у *Apoletia* клетки валиков гораздо крупнее, и только вдоль валиков располагаются вышеупомянутые оригинальные клетки с мерцательными вороночками. Эти валики нередко даже называют «печеночными». Особенно высокой дифференцировки достигает центральный гастрозооид Chondrophora, например *Verella*. Гастрозооид свешивается вниз из центра короткого дисковидного стебелька колонии. Объемистый желудок гастрозооида посылает вверх в стебелек многочисленные переплетающиеся каналы, в которых циркулирует жидкая пища. Совокупность этих каналов образует ясно отграниченную черноватую массу, называемую «печенью» (рис. 131).

Весьма интересен вопрос о потенции обоих зародышевых пластов Нудрозоа к захвату и перевариванию пищи и о присутствии у них внутриклеточного и внеклеточного пищеварения. Вообще говоря, полипы захватывают всевозможных мелких животных, но, главным образом, мелких рачков. Они могут справляться с добычей, которая, например у гидры, в десять и более раз крупнее их самих: личинки комаров, мальки рыб (Goetsch). Энтодермальные клетки, несомненно, обладают интенсивным внутриклеточным питанием, захватывая мелкие клочки пищи. Однако Biedermann (1910) высказывает сомнение в том, что такой способ обработки пищи является единственным. По его мнению остается мало понятным, каким путем извлекается все содержимое из крупной, покрытой хитином добычи, например какого-нибудь ракушкового рачка, если не допустить предварительной обработки его жидкими внеклеточными пищеварительными ферментами. Впрочем, некоторые более новые опыты Goetsch говорят скорее против этого. Goetsch предлагал гидрам (нормальным, регенерировавшим или лишенным венчика щупалец) не живых, а раздавленных дафний, содержимое которых выходило наружу. В подобных случаях гидры большей частью не хватили добычу щупальцами, но, широко раскрыв рот, начинали выворачиваться наизнанку, иногда до половины своей длины. Вывороченная часть энтодермы вплотную прикладывалась к раздавленным дафниям, причем клетки

ее захватывали кусочки тела рачка. То, что здесь действительно имело место питание, доказывается наблюдением, что после выворачивания энтодермы обратно последняя была окрашена (пищевыми включениями) в передней, питавшейся половине тела более темно, чем в задней. Эти данные показывают, во-первых, что у гидры пищеварение может частично происходить вне полости желудка; во-вторых, что при описанном способе переваривания исключается возможность выделения пищеварительных соков вне клеток, ибо эти

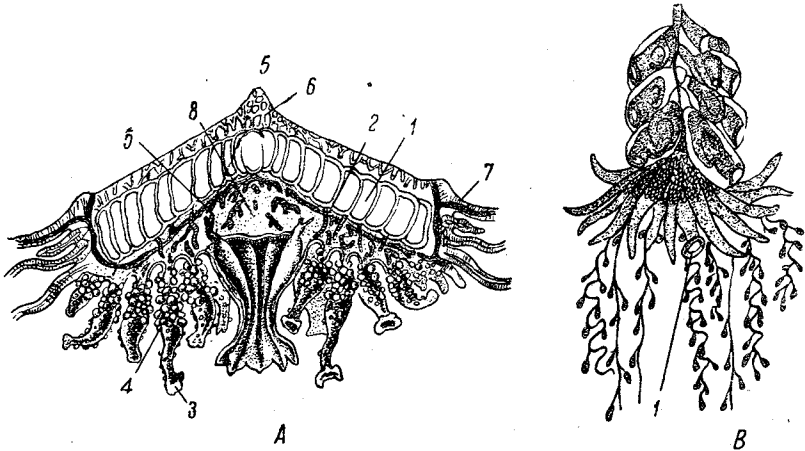


Рис. 132. А — схема строения сифонофоры *Veella* (Chondrophorida): сверху тело образовано колоколовидным пневматофором, состоящим из многих камер (1); внизу свешивается большой центральный питательный полип (8), вокруг которого располагаются многочисленные арканчики и половые гонозоицы (3). Гастральная полость питательного полипа продолжается в радиальные каналы, от которых отходят в мезоглею полипа многочисленные ветвящиеся печеночные выросты (5); 7 — кольцевой канал; 4 — половые особи; 2 — перегородка между камерами пневматофора; 6 — стенка тела (по Геккелю). В — *Physophora hydrostatica*. В центре нижней стороны изображен лишь один питательный полип (1), тогда как на самом деле их больше (по Клаусу).

соки, выделяясь, должны были немедленно разбавляться окружающей водой. Однако Веулер (1924) рядом неопровержимых опытов доказал способность *Hydra* к внеклеточному перевариванию белков (но не углеводов) и выделил из гидры пищеварительные ферменты.

То выворачивание энтодермы, которое у гидры происходит в экспериментальных условиях, входит, как правило, в жизненный цикл одного аберрантного полипа, а именно *Polypodium hydriforme*. Эта интересная волжская форма значительную часть своей жизни паразитирует в икринках стерляди (рис. 128). Внутри икринки *Polypodium*, по описаниям Усова и позднее Липина (1910), имеет вид длинного, колбасовидного столона, на котором сидит серия почек. Почки носят характер полых бугров, внутрь которых торчат шесть—восемнадцать полых щупалец. Липин показал, что в таком состоянии *Polypodium* является вывернутым наизнанку, причем его наружный слой, обращенный к желтку икринки, отвечает энто-

дерме, внутренний же слой, обращенный в полость столона, есть эктодерма. Под влиянием паразитического образа жизни животное выворачивается своим пищеварительным слоем к источнику пищи, т. е. к желтку икринки. Перед выходом паразита из икринки происходит возвращение пластов к нормальному положению. Вершина каждого почечного бугра начинает впячиваться вслед за щупальцами и, в конце концов, вся почка вворачивается в полость столона, который потом разрывается на куски, а почки выходят из него, покидают икринку и оседают на дно.

Старые опыты Т r a m b l e y (1744), который заставлял гидр выворачиваться наизнанку и при этом наблюдал, что зародышевые пласты якобы менялись ролями, оказались неверными. Однако неосторожно было бы а priori вполне отрицать способность эктодермы к захвату пищи, ибо в пользу этого говорят следующие данные. Известна дифференцировка некоторых *Thesaphora* на обыкновенных полипов и на *нематофоры*, т. е. мелкие, гибкие отростки, сидящие в особых чашечках возле нормальных полипов. Еще по М е ч н и к о в у эктодермальные клетки нематофоров выпускают псевдоподии и при прибавлении к воде порошка кармина нагружаются зернами последнего (*Plumularia*). При случайном отмирании нормальных полипов соседний нематофор наклоняется к такому полипу и буквально съедает его, причем клетки его переполняются пищевыми включениями. Таким образом захват посторонних частиц клетками эктодермы нематофоров не подлежит сомнению. Вопрос, однако, усложняется тем, что значение нематофоров скорее всего фагоцитарное. Подобно фагоцитам они захватывают некротические части животного или же, в одинаковой степени, посторонние частицы, приставшие к оболочке колонии, и поглощают их. Могут ли поглощенные частички перевариваться нематофорами — не выяснено, но, судя по растворению бактерий фагоцитами, это возможно.

Класс сцифополипов (Anthozoa)

Пищеварительная система класса сцифополипов (Anthozoa) делает шаг вперед, по сравнению с таковой Hydrozoa, прежде всего в том отношении, что в построении кишечника, кроме энтодермы, принимает участие и эктодерма. На ротовом диске развивающегося полипа образуется впячивание, которое вдается в глубь гастральной полости в виде трубки, прорываясь отверстием на дне последней. Таким образом возникает глоточная трубка с ртом наверху. Легко видеть, что рту Hydrozoa здесь отвечает собственно не рот, а глоточно-гастральное отверстие. Глоточная трубка сцифополипов представляет первый встретившийся нам пример дифференцировки *передней кишки*, тогда как гастральная полость становится с данного момента *средней кишкой*. Глотка Anthozoa сплюснута в одном направлении, в плоскости симметрии. Выстланная изнутри частью эктодермой, а отчасти энтодермой глоточная трубка обнаруживает по

меньшей мере на одной из своих граней, которую в таком случае называют «брюшной» (*Alcyonaria*), мерцательный желобок, или *сифоноглиф*, реснички которого производят ток воды, идущей в гастральную полость (рис. 133). Стенки глотки снабжены стрекательными капсулами, которыми отчасти добывается проглатываемая живая добыча. У *Hexacorallia* на каждом из узких кантов глотки имеется по *сифоноглифу* (рис. 133). Глотка может быть у них сильно складчатой. Она способна выворачиваться наружу через рот и служит для обхватывания проглатываемой добычи.

Второе усложнение кишечника *Anthozoa* сказывается в том, что гастральная полость, бывшая цельной у гидроидных полипов, разбивается перегородками на несколько участков. От стенок полости у всех *Anthozoa* вдаются внутрь нее известное количество радиальных перегородок, *септ*, или саркосепт, число и расположение которых чрезвычайно характерно для отдельных отрядов. Они всегда содержат в себе опорную мезоглейную пластинку и хорошо развитую мускулатуру. Их мышцами обеспечивается сокращение тела, а их энтодермальная обкладка участвует в дыхании, всасывании пищи и образовании гонад. На одной стороне септы имеется слой горизонтальных мышц, идущих от края септы к стенке тела, на другой — слой вертикальных мышц, гораздо сильнее развитый, вследствие чего соответствующая сторона септы более выпукла. Эта продольная выпуклина получила название «мускульного знамени». У *Octocorallia* имеется всегда только восемь септ, которые расположены симметрично по обе стороны плоскости, проходящей через длинную ось ротовой щели (рис. 133, А). Глотка *Octocorallia* имеет, как сказано, один сифоноглиф на так называемой брюшной стороне животного. Перегородки лежат на равных расстояниях друг от друга, и притом так, что по обе стороны плоскости симметрии они обращены своими мускульными валиками от спинной к брюшной стороне. Обе дорзальные перегородки *Octocorallia* обнаруживают несколько более сильное развитие, чем все прочие.

В своей верхней части каждая септа прирастает к стенке глотки, в своей нижней — не доходит до центра животного, но свободно вдаётся своим краем в гастральную полость. Таким образом гастральная полость *Anthozoa* дифференцируется на общий центральный участок и на венец периферических камер, впадающих в центральный участок. Свободный край перегородок образует железистое утолщение — мезентериальную нить. У некоторых *Octocorallia* (сем. *Xeniidae*) наблюдается отсутствие мезентериальных нитей на всех септах, кроме двух спинных. Это отсутствие объясняют наличием в энтодерме *Xeniidae* большого количества симбиотических зоохлорелл, которые дают полипам избыток питания.

Большинство *Octocorallia* питается планктоном.

Устройство гастральной системы *Hexacorallia* более сложно и разнообразно. Во-первых, у них различаются две категории септ, *полные и неполные* (т. е. не прирастающие своим свободным краем к глотке). Во-вторых, септы *Hexacorallia* расположены

всегда попарно. Соответственно с парным расположением септ периферические камеры гастральной полости бывают двух сортов: *вну-*

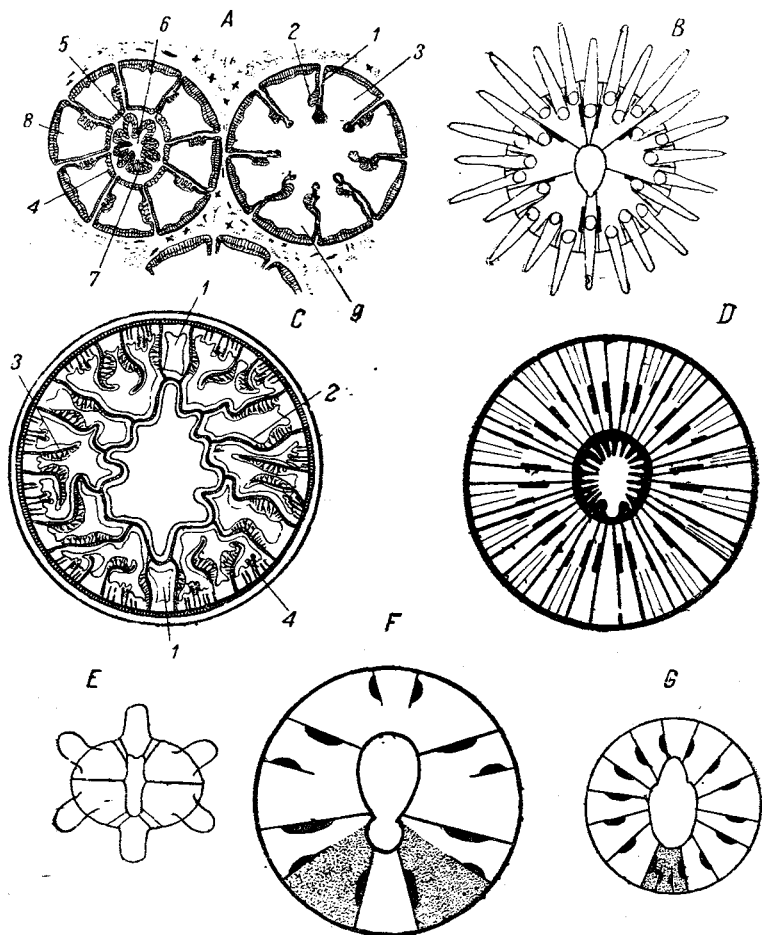


Рис. 133. *A* — поперечный разрез через двух особей колонии *Alcyonium digitatum* на уровне глотки слева и ниже ее.

1 — спинная септа; 2 — мускульный валик на ней; 3 — спинная направлятельная камера; 4 — энтодерма; 5 — стенка глотки; 6 — просвет глотки; 7 — сифонотиф; 8 — кишечная радиальная камера; 9 — брюшная направлятельная камера (из Кюкенталя).

B — *Edwardsia carnea* (Actiniaria); отношение щупалец к желудочным камерам; *C* — актиния *Aiptasia diaphana*; поперечный срез на уровне глотки.

1 — направлятельные камеры; 2, 3 и 4 — септы первого, второго и третьего порядков.

D — схема расположения септ у актинии *Halcurias carlgreni*; *E* — схематический поперечный разрез *Antipatharia*; *F* — схематический разрез *Zoantharia*; пунктирована зона нарастания септ; *G* — схематический разрез *Seriantharia*; пунктирована зона нарастания септ (из Кюкенталя).

трение (между двумя перегородками одной пары) и *промежуточные* (между двумя перегородками, принадлежащими к разным

парам). Внутренние камеры обычно гораздо уже промежуточных. Новые септы почти всегда формируются лишь в промежуточных, а не во внутренних камерах.

Соответственно с шестилучевым строением *Hexacorallia*, септы имеются у них типично в числе пар кратном шести, при наименьшем возможном количестве септ — шесть пар. Септы возникают во время развития животного не все сразу, но циклами: сначала шесть пар перегородок первого порядка, потом в промежуточных камерах между ними шесть пар второго порядка. Далее, в получившихся теперь двенадцати промежуточных камерах появляются двенадцать пар септ третьего порядка. Четвертый цикл будет состоять из двадцати четырех пар септ и т. д. Интересно, что порядок возникновения первого цикла септ иной, чем во всех последующих. Первые двенадцать септ возникают не попарно и не одновременно, а последовательно в определенном порядке, только позднее складываясь в строгие пары. К тому же после образования первых восьми перегородок наблюдается известная пауза в развитии, что некоторыми авторами толкуется как повторение восьмилучевого строения *Ostecorallia*.

Итак, наиболее схематичное расположение перегородок таково: шесть пар перегородок первого порядка плюс шесть пар второго плюс двенадцать пар третьего плюс двадцать четыре пары четвертого и т. д. Это — строгий шестилучевой тип.

От шестилучевого типа имеется ряд отклонений.

1. Восьмилучевой тип — *Edwardisia*, *Halcampa duodecimcirrata* и некоторые другие (рис. 133, B). Эти формы обладают всего восемью вполне развитыми полными септами; четыре из них образуют две пары направительных перегородок, расположенных против обоих краев рта, прочие же распределены не попарно. В большинстве случаев, однако, имеются следы четырех недостающих септ первого порядка. Пары септ второго порядка тоже имеются, но в слабо развитом состоянии и притом уменьшаясь от спинной к брюшной стороне тела. Неоднократно возникал вопрос, не следует ли видеть в этом типе строения наиболее примитивную среди *Hexacorallia* организацию. Однако, по мнению De la ge, правильнее рассматривать его, как результат недоразвития имевшихся ранее более многочисленных септ. Так, следы перегородок у *Edwardisia* видны на потолке гастральной полости, тогда как при эмбриональном развитии они закладываются базально. Значит эти следы являются скорее рудиментами некогда имевшихся перегородок. Кроме того число щупалец во всех случаях значительно больше числа камер кишечника, а эмбриональное образование камеры предшествует таковому щупальца. Следовательно можно думать, что сначала имелось много камер, но затем они исчезли вследствие редукции септ, тогда как щупальца сохранились.

2. Пятилучевой тип — *Pentactinia californica* и др. Имеется десять септ первого порядка: четыре пары (две из них направительные) и две непарные.

3. Тип *Endocoelactis*. По Carlgren у этого рода имеется тридцать четыре пары перегородок, состоящих из трех циклов: $10 + 8 + 16$. При этом здесь имеется совершенно исключительный случай вырастания перегородок второго и третьего циклов не в промежуточных, а во внутренних камерах гастральной полости.

4. Тип *Zoantharia* (рис. 133, F). У этих колониальных актиний перегородки распадаются на две категории: *макросепты* и *микросепты*. Микросепты неполные, стерильные и лишённые мезентериальной нити. Одна из двух пар направительных септ, а именно спинная относится к числу микросепт. Макросепты полные и плодущие. Новые пары септ возникают так, что сначала образуется макросепта, потом микросепта одной пары. Новые пары формируются только непосредственно по бокам брюшной направительной пары и потом постепенно отодвигаются в дорзальном направлении.

5. Тип *Seriantharia* (рис. 133, G) характеризуется тем, что все септы полные. Имеется одна спинная пара направительных септ. Все прочие пары снабжены мускульными валиками на своей брюшной стороне, причем новые септы возникают симметрично по обе стороны сагиттальной плоскости, у брюшного края рта. По обе стороны сагиттальной плоскости септы расположены группами по четыре с каждой стороны. Соответственно с порядком их возникновения, группы септ последовательно уменьшаются в размерах в вентральном направлении; две из четырех септ (или кватросепт) каждой группы стерильны, две чередующиеся с ними — плодущи.

6. Тип *Antipatharia* (рис. 133, E) обладает совершенно особым расположением септ. В наиболее простом случае имеется всего шесть септ, из которых только две трансверсальных непарных перегородки несут гонады и сильно развиты. К этим первичным шести перегородкам в большинстве случаев прибавляются четыре вторичных, лежащих по бокам от двух дорзальных и двух вентральных первичных септ.

Из других частных особенностей септ отметим, что у некоторых актиний (например *Dactylanthus* по Carlgren) базальные части септ так глубоко вдаются в гастральную полость, что местами сростаются своими внутренними краями. Свободный нижний конец мезентериальных нитей у большинства актиний продолжается в очень длинную нить, *аконцию*, которая усажена стрекательными капсулами и может выбрасываться наружу либо через рот, либо через особые отверстия в стенке тела, *цинклиды*. Аконции служат актиниям средством нападения и защиты.

Сравнительноанатомически пищеварительная система Anthozoa интересна в следующих отношениях. Во-первых, у них происходит дифференцировка системы на переднюю и среднюю кишку. Во-вторых, в средней кишке наблюдается сильное увеличение всасывающей поверхности путем образования септ. В-третьих, расположение септ у многих коралловых полипов вскрывает нам тающую под лучистым внешним обликом билатеральную симметрию. У *Ostocorallia* билатеральная симметрия определяется наличием всего

одного сифоноглифа на спинном краю рта, у *Zoantharia* и *Ceriantharia* она явствует из расположения перегородок. В случае подобного сохранения единственной плоскости симметрии она всегда располагается сагиттально, проходя через две пары направительных септ.

Пища и пищеварение у Anthozoa. Пищей актиний служат самые разнообразные, иногда довольно крупные животные: крабы, моллюски, черви, иногда даже рыбки. Колониальные формы, полипы которых имеют малые размеры, питаются, повидимому, преимущественно планктоном.

Добыча захватывается щупальцами и подводится ко рту, однако, в случае захвата очень крупных кусков, выворачивается глоточная трубка, а иногда и мезентериальные нити, обволакивающие добычу. Переваривание пищи идет у актиний очень быстро: от рачка *Talitrus* через 16—20 часов остается только пустой хитиновый панцирь. Несмотря на это поиски пищеварительных ферментов в содержимом гастральной полости были безуспешны. Только *Jordan*, кормивший актиний фибрином, завернутым в папиросную бумагу, говорит о присутствии в гастральном соке фибрин растворяющего фермента. Все прочие авторы (*Mesnil*, *Biedermann* и др.) отрицают наличие ферментов. Повидимому у актиний, если и происходит выделение ферментов, то лишь в тех местах, где энтодермальные клетки вплотную прикасаются к кускам пищи. В этих местах пища разрыхляется ферментами и потом воспринимается уже внутриклеточно. Самую важную роль в переваривании пищи играют мезентериальные нити, которые тесно прижимаются к пище, причем можно наблюдать как на месте прикосновения идет растворение пищевого куска. Благодаря своей мягкости и пластичности нити так проникают во все неровности и расщелины куска, как гифы мицелия гриба в гнилое дерево. Внутриклеточное пищеварение доказывается тем, что клетки энтодермы актиний захватывают как введенные в гастральную полость эритроциты (*Mesnil*), так и зерна кармина (*Мечников*).

В новейшее время из актиний удалось добыть ряд пищеварительных ферментов, а именно протеолитический, диастатический и фермент, расщепляющий жиры.

Интересно, что актиний никогда не переваривают мясо других актиний того же самого вида. Непереваримые остатки скатываются в кишечнике в комок и выбрасываются через рот.

Относительно ряда актиний доказана способность обходиться без пищи в течение многих месяцев.

Медузоидные формы Hydrozoa

Общий план строения медузы настолько сходен с таковым полипа, что принято говорить о медузах, как о плавающих полипах, а полипов приравнивать к сидячим медузам. Однако именно в отношении гастроваскулярной системы имеется ряд отличий. При переходе к свободноплавающему образу жизни полипоидного поколения про-

исходит сильное сплющивание тела по главной оси, особенно в его периферической части (рис. 131, *E*). Вследствие этого центральная часть гастральной полости остается без изменений и образует так называемый желудок медузы, тогда как на периферии зонтика энтодерма эксумбреллярной и субумбреллярной сторон животного сближается и спаивается, образуя так называемую *катаммальную* двуслойную клеточную пластинку. Она имеется у всех гидроидных медуз. Однако в известных направлениях срастания верхнего и нижнего слоев катаммальной пластинки не происходит, и таким путем возникает система *радиальных каналов*, сообщающихся между

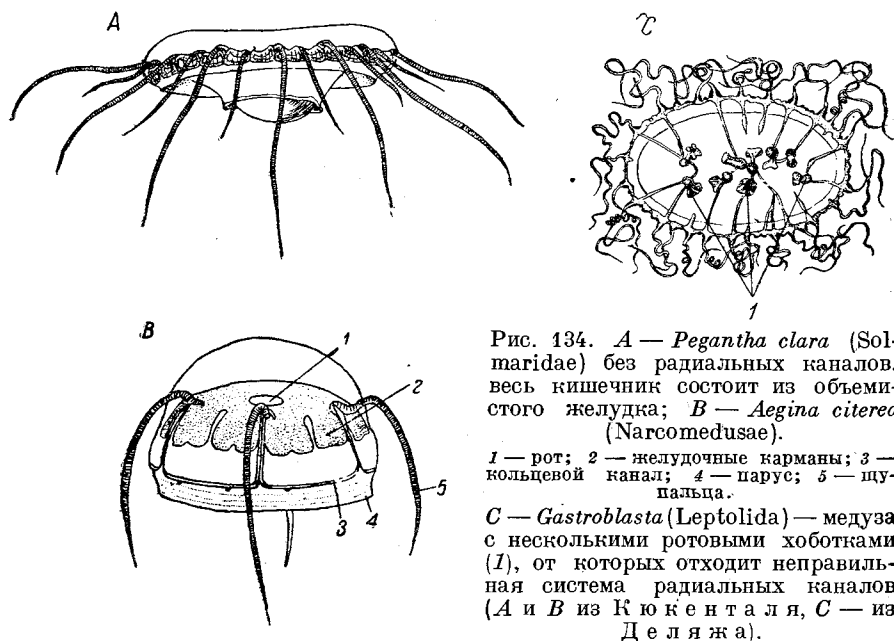


Рис. 134. *A* — *Pegantha clara* (Solmaridae) без радиальных каналов, весь кишечник состоит из объемистого желудка; *B* — *Aegina citerea* (Narcomedusae).

1 — рот; 2 — желудочные карманы; 3 — кольцевой канал; 4 — парус; 5 — щупальца.

C — *Gastroblasta* (Leptolida) — медуза с несколькими ротовыми хоботками (1), от которых отходит неправильная система радиальных каналов (*A* и *B* из Кюкенталля, *C* — из Деляжа).

собой по периферии зонтика *кольцевым каналом*. Наиболее часто имеется четыре радиальных канала, реже восемь, шестнадцать и даже более. Нередко радиальные каналы ветвятся по направлению к периферии зонтика. При сильном развитии канальной системы кольцевой канал может давать от себя центрипетальные слепые отростки (Geryonidae), а при слабом он может отсутствовать (многие Narcomedusae), или даже все каналы целиком исчезают (Solmaridae). Особенно часты случаи частичной редукции канальной системы у прикрепленных половых медузоидов Leptolida.

Главную по объему часть гастроваскулярной системы образует желудок, который частью помещается в центральном отделе зонтика, частью внутри ротового хоботка, выстланного энтодермой до краев рта. Хоботок бывает развит весьма различно. То он свешивается далеко вниз, в виде трубки, то укорачивается, не выходя за край

субумбреллы. У Solmaridae (рис. 134, А) ротовой хоботок совсем сходит на-нет, так что рот лежит прямо в центре субумбреллы, а желудок растянут на нижней поверхности зонтика. Периферия зонтичной части желудка может образовывать лопастные выросты (*Aegina*, рис. 134, В).

Интересную аберрацию в строении желудка мы находим у медузы *Gastroblasta* (из Leptolida): от кольцевого канала отходят центрипетально, но не достигая центра субумбреллы, многочисленные радиальные каналы. Многие из каналов имеют на своем внутреннем конце свешивающийся книзу ротовой хоботок с желудком внутри и ртом на конце (рис. 134, С). Хоботки разбросаны неправильно; центрального хоботка и рта нет. L a n g объясняет многоротый характер *Gastroblasta* тем, что эта медуза находится как бы в состоянии бесполого размножения, но не доведенного до конца.

Энтодерма продолжается внутрь щупалец медуз в виде плотной клеточной оси; такая ось имеется и внутри щупалец, видоизмененных в органы равновесия.

Пищей медуз служат преимущественно рачки, а также другие планктонные животные, иногда даже мальки рыб. Медузы Leptolida, образующиеся на колониях полипов, не имеют собственного питания до своего отрывания от колонии. В это время они питаются за счет остальной колонии через канал, сообщающий аборальную сторону их желудка с каналом стебля колонии. У споросаков и гонофоров, остающихся прикрепленными к колонии, рот вообще не прорывается и питание все время совершается за счет колонии.

Сцифомедузы (Scyphomedusae s. Acalepha)

Сцифомедузы отличаются от гидроидных медуз в общем теми же признаками, какими Anthozoa разнятся от гидроидных полипов. Это животные тетрамерного типа, соответственно с чем ротовой хоботок их более или менее четырехгранен, обладает крестообразным ртом на конце и по углам рта вытягивается в четыре ротовых лопасти (рис. 135, А). Лопастии обладают сильно складчатыми краями, на которых иногда формируются мелкие специальные ротовые щупальца (иного происхождения, чем щупальца, расположенные по краям зонтика). Вся внутренность хоботка выстлана заворотом эктодермы, образующей глотку, которая только в зонтике медузы переходит в желудок. Нередко ротовой хоботок сильно гипертрофирован. У Cyaneidae края ротовых лопастей образуют свешивающиеся книзу ротовые гардины. Особенно колоссального развития достигает ротовой хоботок у группы Rhizostomeae (рис. 135, С). Хоботок приобретает плотную, хрящевидную консистенцию, а ротовые лопасти, в числе четырех пар, получают очень сильное развитие и обладают чрезвычайно складчатыми краями. Эти складочки необычайно причудливо переплетаются, срастаются частично между собой так, что от центрального рта остается лишь ничтожное отверстие, и в смысле захвата пищи он отступает на второй план. Зато по краям рото-

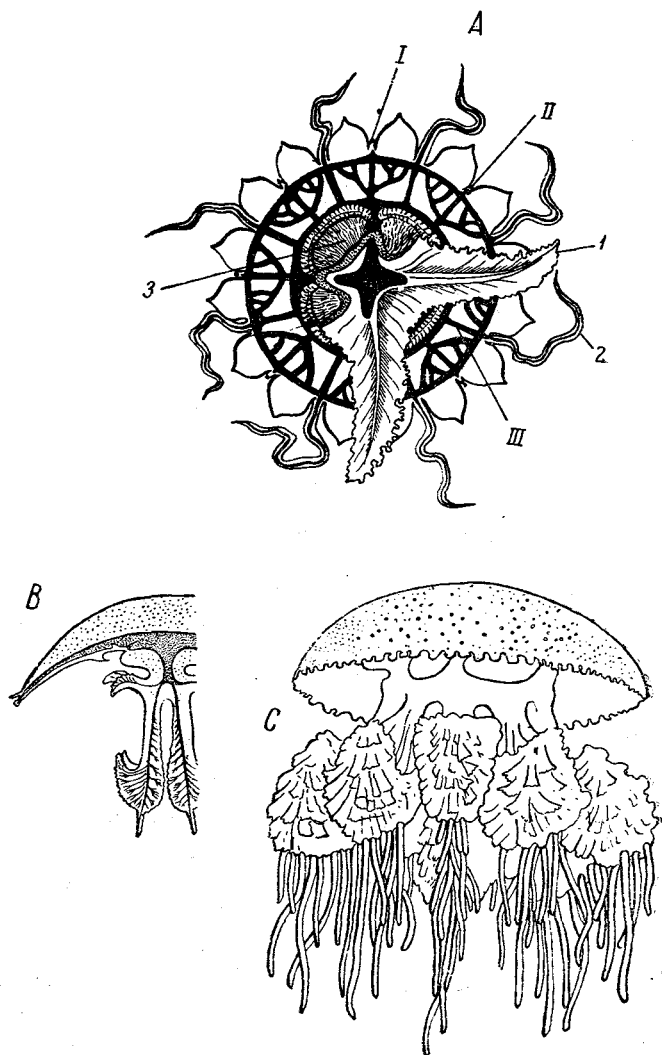


Рис. 135. *A* — *Ulmaris prototypus* с ротовой стороны; *I—III* — радиальные каналы первого, второго и третьего порядков.

1 — ротовые лопасти; *2* — щупальца; *3* — гастральные филаменты.

B — схематический продольный разрез через *Rhizostoma* для показания замкнутого рта и многочисленных тонких канальцев, сообщающих полость ротовых лопастей с внешней средой; *C* — корнеротая медуза *Phyllorhiza punctata* с сильно складчатыми краями ротовых лопастей (*A* из Штемеля, *B* и *C* — из Догеля).

вых лопастей, в тех местах, где не произошло срастания их складок, получается система тонких канальцев, как бы вторичных ртов, ведущих в полость глотки. У тех *Rhizostomeae*, которые обладают

очень длинным ротовым хоботком, у основания последнего глотка дает второй этаж выпячивающихся от ее стенок лопастей («эполеты»), тоже с многочисленными тонкими ротовыми канальцами. По краям ротовых лопастей и эполет развивается множество весьма разнообразных придатков, в виде присосочек, нитей, булавовидных щупалец и т. д.

Глотка ведет в расположенный в центре зонтика желудок. Последний, подобно тому, как у *Anthozoa*, имеет вдающиеся в его полость с периферии септы, в числе четырех. На свободном краю септ сидят четыре группы щупальцевидных гастральных филamentos, которые по своему значению напоминают мезентериальные нити коралловых полипов.

Берущая от желудка начало система радиальных каналов чаще всего (у *Semaeostomae*) состоит из шестнадцати каналов. Каналы возникают во время развития циклами (4+4+8) и имеют несколько различное строение. Сначала развиваются четыре расположенные против углов рта канала первого порядка, или *перрадии*. За ними следуют располагающиеся между перрадиями четыре канала второго порядка, или *интеррадии*. Позже всех закладываются вставленные между перрадиями и интеррадиями восемь каналов третьего порядка, или *адрадии*. Сперва все каналы являются простыми, но позднее каналы первого и второго порядков дают направленные к краю зонтика побочные ветви. У некоторых *Semaeostomae* число каналов возрастает до тридцати двух, а у *Lucernarida* и *Charybdeida* понижается до четырех. У *Rhizostomeae* радиальные каналы так сильно ветвятся, что между ветвями соседних каналов образуются многочисленные анастомозы и получается в стенках зонтика одна общая сеть канальцев.

Кольцевой канал у сцифомедуз хорошо развит и у большинства их посылает от себя слепые выросты в краевые щупальца, которые здесь являются полыми, и в ропалии. Однако у некоторых *Semaeostomae* (семейство *Cyaneidae*) кольцевой канал отсутствует, и радиальные каналы заканчиваются у краев зонтика слепо.

У оригинальных *Lucernarida*, прикрепляющихся своим аборальным полюсом к субстрату, дифференцируется еще особый стебельковый отдел желудка (*ascrogaster*), сообщающийся с самым желудком при помощи пилорического отверстия. Соответственно четырехкамерности желудка *ascrogaster* нередко тоже бывает четырехраздельным.

Все медузы—хищницы. Они питаются планктонными рачками, червями, икрой рыб (трески), мальками, а также другими медузами. У *Rhizostomeae* в желудке встречены остатки *Protozoa*, диатомовых водорослей, *Copepoda*. По некоторым данным в гофрированных складках ротового хоботка *Rhizostomeae* иногда удавалось обнаружить полупереваренную рыбу; в таких случаях получалось впечатление, что переваривание пищи может происходить уcornerотых медуз не только в желудке, но и среди складок ротового хоботка.

Сидячие *Lucernarida* едят преимущественно мелких донных мол-

люсков (*Rissoa*). Впрочем, шпидбергенская *Lucernaria walteri* (16 см высоты) проглатывает целиком *Pecten* и *Mytilus* в 2 см. Захват добычи производится, главным образом, при помощи расправленных щупалец. *Drymonema* (Semaestomae) в 25 см диаметром облавливают своими расправленными щупальцами площадь воды в 150 кв. м.

Класс гребневиков (*Ctenophora*)

Гребневики обнаруживают в устройстве своего гастроваскулярного аппарата известное сходство общего плана с кишечником сцифомедуз, но обладают многими своеобразными чертами.

Так же как у сцифомедуз, кишечник образован двумя отделами — передней и средней кишками. Передняя кишка с давних пор неправильно получила название «желудка», которое, во избежание недоразумений, мы не будем употреблять. Она представляет собой сплюсненную в сагиттальной плоскости трубку, поднимающуюся вертикально от ротового полюса к аборальному. Объем передней кишки наиболее велик у *Beroë*, где она занимает почти все тело.

Рот имеет вид узкой щели; короче всего она у *Cydippidae*, у *Beroidae* (рис. 137, В) она уже очень длинна, а у *Cestus* (рис. 137, А) щель, соответственно с формой тела, невероятно растянута и окружена нежными мелкими ротовыми щупальцами. Почти все *Cydippidae* обладают способностью распластывать края рта по твердому субстрату или даже по поверхностной пленке воды, к которой они снизу подвешиваются. *Lampetia pancerina* даже совсем выворачивает края рта наподобие плоской подошвы. У *Beroidae* сейчас же за краем рта в полость передней кишки торчат несколько рядов особых мощных саблевидных ресниц, которые служат в виде крючков для удерживания мелкой попавшей в рот добычи. У всех гребневиков, кроме *Beroidae*, на двух широких сторонах передней кишки имеется пара так называемых «желудочных валиков», которые по мнению *С h u n* (1880) служат для увеличения всасывающей поверхности кишечника.

Передняя кишка сверху резко суживается и переходит в центральный отдел средней кишки, или «воронку», которая отвечает желудку сцифомедуз. Воронка есть мешок, сплюснутый в трансверсальной плоскости. Переход у передней кишки в воронку ограничен двумя губами и обыкновенно наглухо закрыт. Он раскрывается лишь для передачи из передней кишки в среднюю «переваренных мутнозернистых пищевых остатков».

От воронки отходят периферические части средней кишки. Прежде всего вертикальным продолжением воронки сверху является гораздо более узкий «канал воронки», отсутствующий лишь у *Beroidae*. Не доходя до аборального полюса, он дважды дихотомически ветвится и заканчивается четырьмя ампулами. Две из ампул, лежащие по диагонали, открываются свободно наружу при помощи двух «экскреторных трубочек» (*С h u n*); отверстия трубочек могут открываться и закрываться. При инъекции кишечника тушью заметно,

как гребневик от времени до времени выпрыскивает из трубочек струйки окрашенной тушью жидкости, так что содержимое воронки быстро обесцвечивается.

Остальная периферическая система проще всего устроена у примитивного семейства Cydippidae, тогда как у Cestidae и Lobata она

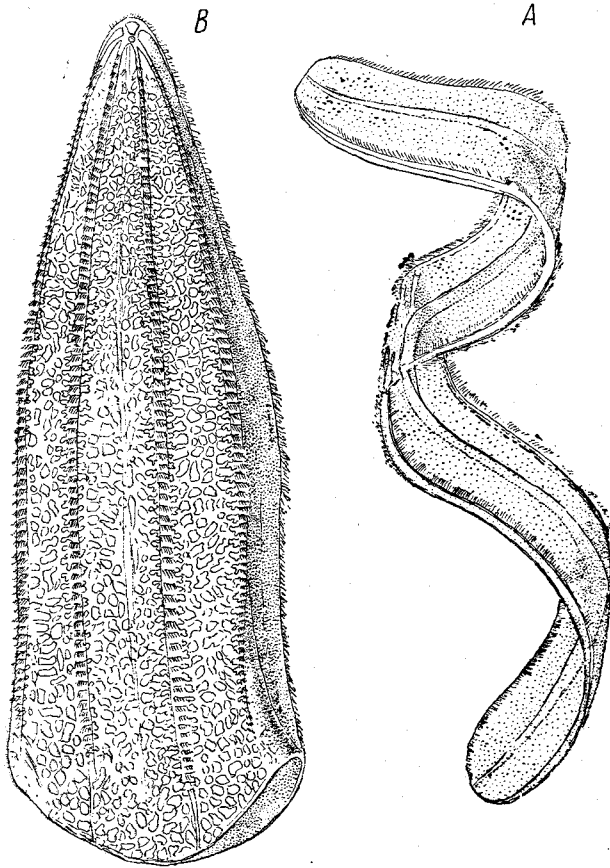


Рис. 136. А — *Cestus veneris* (Cestidae), общий вид;
В — *Beroe forskalii*: (внутри видна сложная сеть пищеварительных каналов) (по Хун).

проста лишь в личиночной стадии. Два перррадиальные канала отходят от узких граней воронки в горизонтальном или слегка наклонном книзу направлении. Дихотомия, они дают четыре интеррадиальных, а те — восемь адрадиальных каналов; последние впадают в восемь меридиональных каналов, которые тянутся под мерцательными ребрами параллельно поверхности тела от аборального полюса к оральному. Кроме них от воронки отходят еще два «желудочных»

канала книзу и два щупальцевых канала, которые представляют собой продолжение обоих перрадиальных каналов далее места их дихотомии по направлению к основаниям щупалец. У *Lobata* и *Cestidae* перрадии отсутствуют, так что четыре интеррадии начинаются прямо от воронки. Как интеррадии, так и отходящие от них адрадии у *Lobata* (рис. 136, *B*) сильно загнуты кверху, а меридио-

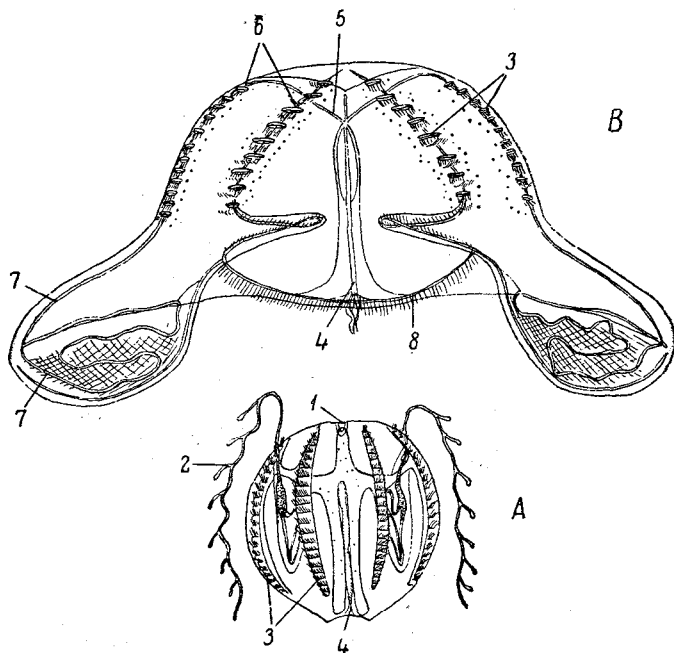


Рис. 137. *A* — *Pleurobranchia rhododactyla* (Cydippidae).
1 — аборальный орган; 2 — щупальце; 3 — меридиональные ряды гребных пластинок; 4 — передняя кишка.
B — *Deiopeia kaloktenota* (*Lobata*); обозначения те же; кроме того:

5 — интеррадиальные каналы; 6 — меридиональные каналы; 7 — каналы лопастей; 8 — дополнительные мелкие щупальца (настоящие щупальца у большинства *Lobata* отсутствуют) (по Х у н).

нальные каналы образуют очень сложные извилины и разветвления, продолжаясь в лопастные выросты тела (четыре «ушка» и обе лопасти). Между соседними меридиональными каналами *Lobata* устанавливаются анастомозы.

У *Cestidae* очень сильно выражена разница в длине в каждой паре адрадияльных каналов. Четыре парасагиттальных канала тянутся параллельно ребрам лентовидного тела вплоть до его концов, т. е. необычайно длинные; четыре паратрансверсальных канала спускаются в виде коротких веточек лишь до экватора плоской стороны ленты; затем парасагиттальный и паратрансверсальный канал каж-

дого квадранта сообщаются между собой при помощи длинной комиссуры.

Вследствие сильного вытягивания тела *Cestus* (рис. 137, А) в сагиттальной плоскости меридиональные каналы имеют у него горизонтальное положение и идут по экватору животного. В каждом квадранте *Cestus* эти каналы сообщаются между собой, образуя известную замкнутую систему. У *Beroidea* меридиональные каналы имеют типичное для гребневиков расположение, но посылают от себя в обе стороны многочисленные, вторично ветвящиеся разветвления, пронизывающие мезоглею.

В 1910 г. *Mortensen* описал очень интересную форму сидячих *Stenophora*, *Tjalfiella tristoma* (рис. 138, В), найденную в одном из гренландских фиордов. *Tjalfiella* имеет вид овального плоского

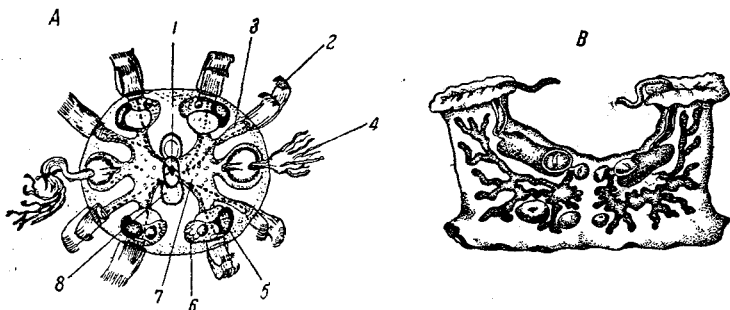


Рис. 138. А — молодая *Bolinopsis vitrea*, вид с аборального полюса.

1 — аборальный орган; 2 — гребные пластинки; 3 — адрадимальные каналы; 4 — щупальце; 5 — зачаток семенника; 6 — зачаток яичника; 7 — перидимальный канал; 8 — глотка.

В — сидячий глубоководный гребневик *Tjalfiella tristoma* (из Кюкентала).

мешочка, от концов которого поднимаются вверх две широкие трубки с торчащим из каждой из них длинным, гладким щупальцем. Гребные пластинки отсутствуют. Происхождение этой формы помогли выяснить ее детеныши, лежащие в мезоглее и имеющие вид маленьких *Cydippidae*. Судя по всему, животное оседает на субстрат своим щелевидным ртом, растянутым в трансверсальной плоскости; позднее оба угла рта, разрастаясь вверх, образуют две упомянутые трубки, окружающие основания щупалец, а середина рта, прилегающая к субстрату, зарастает. Система гастральных каналов *Tjalfiella* разветвлена, но подробно не изучена.

Большинство *Stenophora* питаются планктонной мелочью, но *Beroidea* — ловкие хищники, особенно охотно питающиеся другими гребневиками. Экскременты выбрасываются через рот.

К сожалению физиология пищеварения гребневиков совсем не изучена. Судя по скудным данным *Shun*, передняя кишка является местом переваривания пищи. Имеются и некоторые наблюдения

над внутриклеточным пищеварением. Нам кажется, однако, трудно допустимым, чтобы процессы всасывания пищи совершались стенками этой части кишечника. Нам представляется вероятным, что пищеварительные соки попадают в переднюю кишку из воронки, а затем наполовину переваренная и размельченная пища («мутно-зернистые остатки» *Chun*) поступает в воронку и радиальные каналы, где и всасывается. В передней кишке гребневика *Neis* наблюдалась перистальтика в виде волн сокращения, идущих от рта к воронке. В некоторых случаях направление сокращений оказывалось обратным.

Общее о Coelenterata

В пределах типа кишечнополостных гастральная система испытывает следующие осложнения. Во-первых, из одночленной (энтодермальная, доходящая до краев рта гастральная полость *Hydrozoa*) система у прочих классов становится двучленной. Она складывается теперь из эктодермальной передней кишки (глотки) и из энтодермальной средней кишки. Параллельно с этим происходит дифференцировка средней кишки на центральный отдел (желудок) и периферические части (каналы у медуз, камеры у *Anthozoa*). Эта дифференцировка имеет двоякую цель: улучшение циркуляции пищи и снабжение ею тела (медузы, гребневики) и увеличение всасывательной поверхности кишки (коралловые полипы). Способы, которыми достигаются эти изменения средней кишки, весьма различны. У гидроидных медуз система радиальных каналов возникает путем местного срастания стенок периферических частей сплюсненной гастральной полости: оставшиеся незаросшими участки последней превращаются в радиальные каналы. У *Stenophora* радиальные каналы образуются в виде выпячиваний желудка. У *Anthozoa* камеры возникают центрипетальным впячиванием септ в полость желудка. Наконец у *Scyphomedusae* комбинируется два процесса: впячивание радиальных каналов от желудка и вращение в желудок центрипетальных четырех септ. Общей морфологической чертой является отсутствие специального отверстия для выбрасывания непереваримых остатков пищи, которые удаляются через рот.

ТИП ЧЕРВЕЙ (Vermes)

Класс ресничных червей (*Turbellaria*)

В классе ресничных червей наблюдаются сильные вариации строения пищеварительной системы от простого замкнутого на заднем конце мешка и до сложноразветвленной системы каналов, пронизывающих все тело. Рассмотрим сначала главнейшие из этих вариаций с тем, чтобы впоследствии оценить их взаимоотношения.

Пищеварительная система *Turbellaria* состоит, как и у высших *Coelenterata*, лишь из двух главных частей: эктодермальной *передней* и энтодермальной *средней* кишки, слепо замкнутой на

конце. Передняя кишка проще всего устроена у Асоела (*Paltenia* и др.), где она имеет вид эктодермального мерцательного впячивания, причем специальная мускулатура в этом случае отсут-

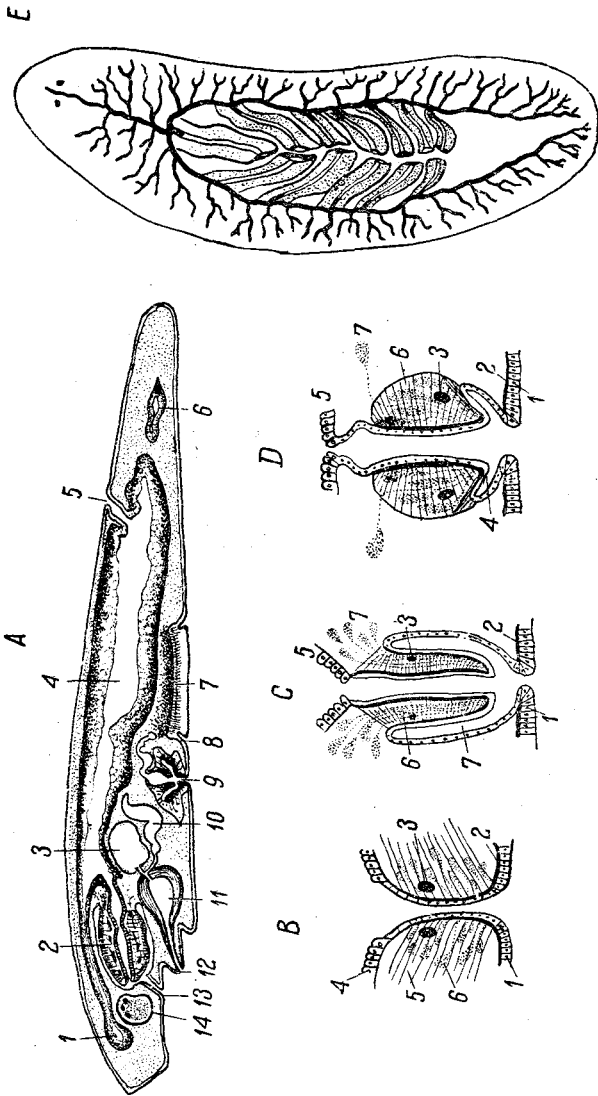


Рис. 139. А — *Leptoterebra maculata* (Polyclada), сагиттальный разрез. 1 — передний вырост средней кишки; 2 — глотка; 3 — *vesticula granulorum*; 4 — средняя кишка; 5 — анальное отверстие; 6 — задняя ветвь кишечника; 7 — присоска; 8 — женский половой проток; 9 — женское половое отверстие; 10 — семенной пузырек; 11 — *penis* и его отверстие (12); 13 — рот; 14 — мозг.
В — простая глотка Turbellaria; С — складчатая глотка; D — луковичеобразная глотка.
1 — эпителий; 2 — базальная мембрана; 3 — нервное кольцо; 4 и 5 — кишечный эпителий; 6 — радиальная мускулатура; 7 — слюнные железы, а в фиг. С слева также и — глоточный карман.
Е — *Phagocata gracilis* (Triclada), турбеллярия с многочисленными глотками (из Кюкенталя).

ствует. У некоторых Асоела (*Convoluta*, особенно *Proporus*) между ртом и пищеварительной частью кишечника вставляется короткая трубчатая *простая глотка* (pharynx simplex) с весьма слабо выраженной собственной мускульной обкладкой (рис. 139, В и 141, С). У большинства турбеллярий имеется, однако, сложная

глотка (*pharynx compositus*). Эктодермальное впячивание при этом сильно разрастается и вокруг него развивается мощное кольцо мускулатуры. В таких случаях само тонкостенное впячивание получает название глоточного кармана, тогда как мускулисто дифференцированная часть его приобретает наименование собственно «глотки». Иногда эта глотка обхватывает средний отдел кармана в виде вдающегося в его просвет невысокого валика. Это — *луковицеобразная глотка* (*pharynx bulbosus*, рис. 139, D), имеющаяся у большинства *Rhabdocoela* и части *Alloeocoela*. В других случаях в результате более сильного развития мускулистого валика получается вдающаяся в просвет глоточного кармана *складчатая трубка* (*pharynx plicatus*, рис. 139, C), которой обладают *Polyclada*, *Triclada* и часть *Alloeocoela*. Такая трубчатая глотка обнаруживает и иной способ действия, чем простая или луковицеобразная; она может (не выворачиваясь) сильно вытягиваться и далеко высываться изо рта при захвате добычи. Хорошо развитая сложная «глотка» содержит в своих стенках не только продольные и кольцевые мышечные волокна, происходящие из кожно-мускульного мешка, но и мощную радиальную мускулатуру. В просвет глотки открываются довольно многочисленные одноклеточные глоточные железы; тела железистых клеток лежат обычно в окружающей глотку паренхиме, а тонкие протоки пронизывают мускулатуру глотки и открываются в ее просвет.

Положение рта варьирует у *Turbellaria* необычайно сильно. Быть может это обстоятельство находится в связи с тем, что в пределах данной группы животных совершается переход от радиальных форм с центральным ртом к билатеральным животным, у которых происходит смещение рта, вызванное изменением симметрии и образа жизни. Ближе всего к радиальному типу стоят *Polyclada*, у которых рот лежит нередко в самом центре брюшной стороны (рис. 140, D). У других *Polyclada* (*Cotylea*) рот может перемещаться по направлению к переднему концу тела, но никогда не доходит до него. У *Triclada* (рис. 140, B) рот большей частью лежит несколько позади середины тела. Больше всего варьирует положение рта у *Rhabdocoela*, где он находится то на самом переднем конце (*Macrorhynchus*, рис. 141, A и др.), то посредине (*Mesostoma*, рис. 141, B), то ближе к заднему концу (*Olisthanella*).

Весьма интересно явление «полифарингии», которым характеризуются некоторые *Triclada* (*Planaria montenegrina*, *Phagocata gracilis*, рис. 139, E) и др. Кроме нормальной они имеют еще три — тридцать пять глоток, открывающихся в обе боковых ветви кишечника. У наземного *Digonopyla harmeri* имеется даже до ста глоток при шестидесяти трех ртах. Судя по тому, что у многих обычных форм *Triclada* (например *Dendrocoelum lacteum*) изредка встречаются двух- или многоглоточные уроды, можно думать, что такая факультативная полифарингия была исходным пунктом для развития полифарингии постоянной.

Рис. 140. А — *Boithrioplana semperi* (Alloeoecoela).

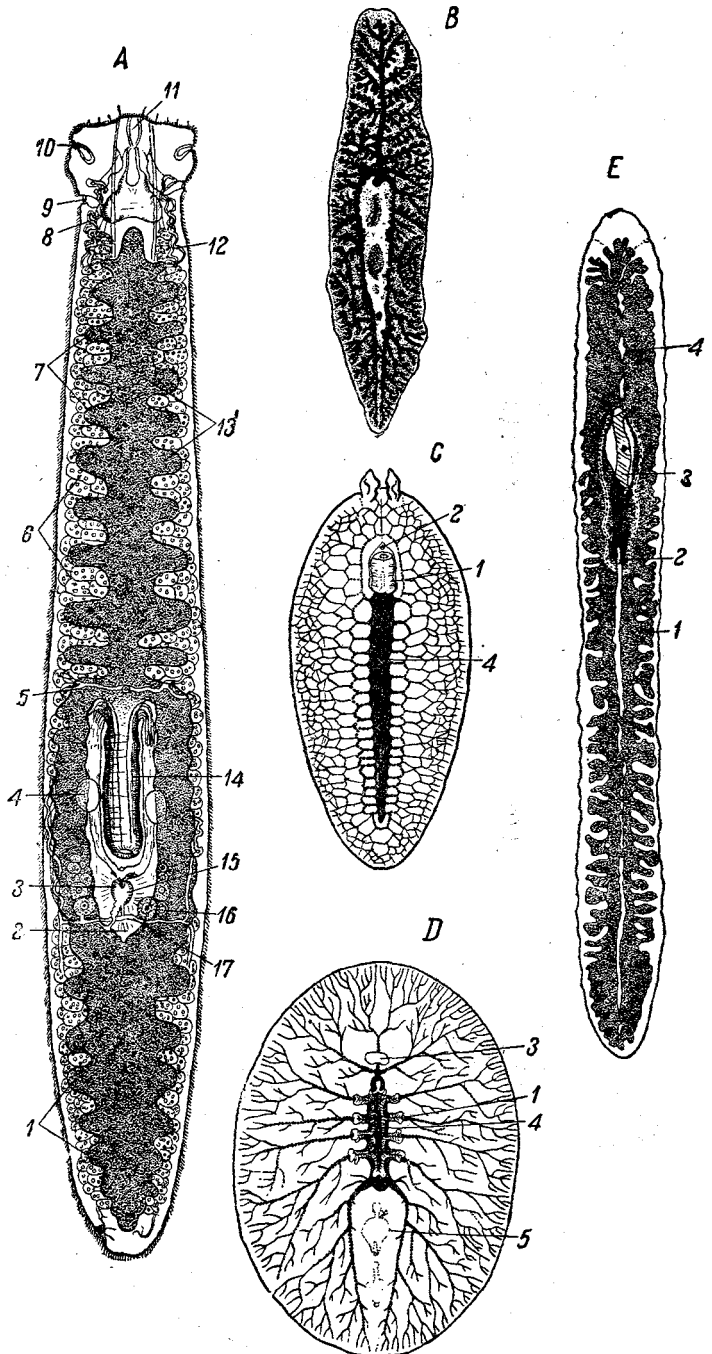
1 — непарный задний участок кишки; 2 — ductus genito-intestinalis; 3 — копулятивный аппарат; 4 — семенник; 5 — выделительное отверстие; 6 — желточники; 7 — боковые ветки кишки; 8 — мозг; 9—10 — задние и передние ресничные ямки; 11 — фронтальный орган; 12 — канал протонефридиев; 13 — передний участок кишки; 14 — глотка; 15 — половая клоака; 16 — яичник; 17 — яйцевод.

В — *Dendrocoelum lacteum* (Triclada);
С — *Prostheceraeus vittatus*; D — *Planocera graffi* (Polyclada).

3 — мозг; 1 и 4 — кишечник с радиальными ветвями; 5 — penis.

Е — *Amblyplana tetracladus* (Triclada).

1 — задние, сливающиеся друг с другом в нескольких местах стволы кишечника; 2 — рот; 3 — глотка; 4 — передний ствол кишечника, частично расщепляющийся продольно (из Кюкенталя).



Средняя кишка *Polyclada* состоит прежде всего из среднего отдела, желудка, имеющего вид длинного мешка, а при сильном вытягивании тела (*Planocera*) даже трубки. Он лежит либо прямо над ртом, либо впереди или позади него, соответственно с положением ротового отверстия. От желудка отходит зна-

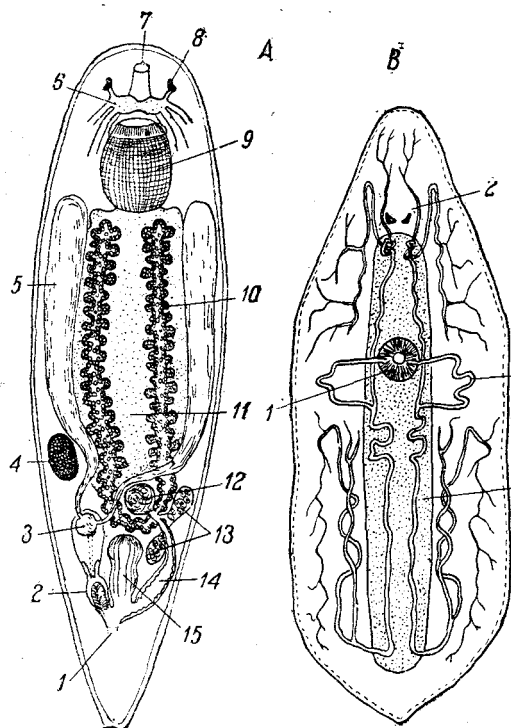


Рис. 141. А — *Dalyellia viridis* (Rhabdocoela).

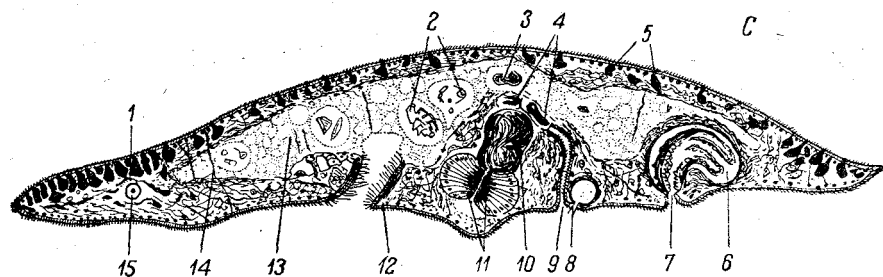
1 — половое отверстие; 2 — кутикулярный копулятивный орган; 3 — семенной пузырек; 4 — яйцо в паренхиме; 5 — семенники; 6 — мозг; 7 — рот; 8 — глаз; 9 — глотка; 10 — желточники; 11 — кишечник; 12 — семяприемник; 13 — яичники; 14 — женский половой проток; 15 — совокупительная сумка.

В — *Mesostoma ehrenbergi* (Rhabdocoela).

1 — глотка; 2 — мозг; 3 — выделительный канал; 4 — кишечник.

С — *Convoluta convoluta* (Acocela), сагиттальный разрез.

1 — мозг; 2 — заглоченная пища в паренхиме; 3 и 4 — комки спермы в паренхиме и во влагалище; 5 — кожные железы; 6 — копулятивный орган; 7 — мужское половое отверстие; 8 — железистый половой орган; 9 — женское половое отверстие; 10 — bursa seminalis; 11 — ductus spermaticus; 12 — край рта; 13 — пищеварительная паренхима; 14 — дорзо-вентральные мышцы; 15 — статодисты (из Кюкенталя).



чительное количество ветвей кишечника. Они делятся на многочисленные парные боковые выпячивания желудка и на очень постоянную непарную переднюю ветвь, тянущуюся вперед над мозгом. Все эти ветви образуют побочные веточки, которые у части *Cotylea* (*Thysanozoön* и др.) могут сильно анастомозировать, так что внутри

тела получается изящная сеточка каналов, слепо заканчивающихся у периферии животного. У некоторых Polyclada (*Joungia*, *Cycloporus*) от узловых точек этой сеточки поднимаются к спинной поверхности тела короткие канальцы, которые в большом количестве открываются на спине мерцательными порами. Быть может их следует сравнить с «экскреторными трубочками» канала воронки *Stenophora*. Следует также отметить, что у некоторых видов (*Thysanoplana indica*) боковые ветви отходят от желудка в несколько ярусов.

Еще L a n g (1884) нашел, что у *Oligocladus* от последней пары кишечных ветвей отходят две веточки, сливающиеся под покровами спины в непарную клеточную массу, в которой L a n g подозревает присутствие наружного отверстия. Позднее G e m m i l l и L e i p e r (1907) нашли у *Leptoteredra maculata* сообщение заднего конца желудка с внешней средой при помощи тонкого канала и заднепроходного отверстия (рис. 139, A). Эти факты говорят о начале дифференцировки у Polyclada задней кишки, чем облегчается переход от ресничных червей к высшим червям.

У Triclada желудок редуцирован до степени маленького промежуточного участка между глоткой и главными ветвями кишечника. Таких ветвей у Triclada всего три, причем одна идет от глотки, расположенной несколько позади середины тела, прямо вперед и дает в обе стороны парные побочные веточки; впереди эта ветвь либо достигает мозга, либо проходит над ним до самого переднего полюса. Две другие ветви огибают глотку с боков и направляются к заднему полюсу, давая симметричные веточки обычно только по своему наружному краю. Общее число побочных ветвей достигает иногда (у *Terriicola*) нескольких десятков пар. Видоизменения этого плана состоят прежде всего в богатом ветвлении побочных веточек. Далее это сильное ветвление ведет к образованию анастомоз, иногда между побочными веточками (*Micropharynx parasitica*), в других же случаях — и между задними главными ветвями. Последние вступают друг с другом в связь либо в нескольких местах при помощи коротких поперечных веточек (*Bdelloura* и др.), либо прямо сливаются задними концами на значительном протяжении (кругокишечные *Alloeoecola*, рис. 140, A).

Очень интересное изменение кишечника наблюдается у одного африканского наземного вида *Amblyplana* (Вильчинский, 1923). У этой формы (рис. 140, E) обе задние ветви коммуницируют во многих местах широкими отверстиями, а передняя ветвь имеет тенденцию стать парной, ибо она прорезана по продольной срединной линии несколькими следующими друг за другом щелями, принимая вид парного канала, обе половины которого находятся в нескольких местах (где щели не образовались) в широкой коммуникации между собой. Таким образом передняя ветвь кишечника у *Amblyplana tetracladus* уподобляется совокупности обоих задних, и кишечник, в сущности, получает четырехветвистый характер. Особый интерес данного случая заключается в том, что в передней и задней половинах тела с кишечником у одного и того же животного происходят диа-

метрально противоположные процессы: задние ветви кишечника обнаруживают тенденцию к слиянию, а передняя, наоборот, к продольному расщеплению надвое.

Гораздо проще устроен кишечник у группы *Rhabdosoela*, где он большей частью имеет вид простого длинного мешка. Уже у некоторых *Rhabdosoela* (*Mesostoma*, рис. 141, B), а особенно у некоторых *Alloeosoela* (*Geocentrophora*), средняя кишка — той же формы, но образует по бокам многочисленные парные выпячивания. У некоторых паразитических *Rhabdosoela*, например у *Fecampia*, встречающейся в ракообразных, кишечник имеется только на молодых, свободноживущих стадиях, впоследствии же вполне редуцируется.

Еще проще, чем у *Rhabdosoela*, и притом очень любопытно устроена пищеварительная система у *Acoela* (рис. 141, C). Здесь средней кишки вовсе нет, и глотка ведет прямо в рыхлую плазматическую массу с рассеянными в ней ядрами, которая может заполнять почти все тело (*Proporus*). Это, «пищеварительная паренхима», в которую попадает и где переваривается заглоченная пища. Таким образом кишечного просвета *Acoela* не имеют.

При общей оценке пищеварительной системы *Turbellaria* прежде всего бросается в глаза ее необычайное разнообразие. У различных представителей турбеллярий воплощаются не только почти все типы кишечника, которые имеются у соседних классов червей (*Trematodes*, *Nematodes*), но и медузоидно-ктенофорный тип пищеварительной системы. Генезис различных типов кишечника не вполне ясен, но можно отметить один весьма важный основной пункт: генетическую связь кишечника *Polyclada* с таковым *Stenophora*. В пользу этого прежде всего говорят сохранившиеся следы радиального строения кишечника *Polyclada*, центральное положение рта, радиально расходящиеся ветви желудка, сходство анастомозирующей системы многих *Polyclada* с такой же системой у некоторых сплюснутых ползающих гребневиков, например *Coeloplana*. *Lang* приводит, кроме того, интересное толкование столь постоянной передней ветви кишечника *Polyclada*, которую он приравнивает наклонившемуся (при переходе гребневиков к ползающему образу жизни) вперед и поэтому прикрывшему собой мозг (возникший на месте аборального органа) каналу воронки.

Трехветвистую систему *Triclada* можно связать с пищеварительной системой *Polyclada*. Что касается до кишечника *Rhabdosoela*, то происхождение его можно объяснять двумя путями. Либо, как думал *Lang*, *Rhabdosoela* произошли от *Polyclada* путем их разностороннего упрощения, либо, как это защищали *Graff* и в новейшее время *Bresslau*, и те и другие независимо происходят от более просто устроенных предков, по своей организации стоящих ближе всего к *Acoela*. Отсутствие средней кишки у *Acoela* мы склонны считать результатом вторичного упрощения этих форм.

Физиология. Все *Turbellaria* — хищники, поедающие различных мелких животных; большие наземные *Triclada* справляются даже с дождевыми червями. Вес заглоченной добычи может по

Lehnert достигать одной четверти веса самого хищника. Одной обильной трапезы хватает на 5—7 дней, хотя, с другой стороны, турбеллярии могут поститься до 10—12 месяцев. Переваривание пищи происходит отчасти вне-, отчасти внутриклеточно. Клетки пищеварительной паренхимы *Ascoela* по способу действия напоминают фагоцитов, но и у других турбеллярий еще Мечников наблюдал заглатывание кишечными клетками твердой пищи, например эритроцитов. Stoppenbrink у *Planaria gonosephala*, кормленных жировым телом майского жука, наблюдал, что захваченные крупные жировые капли размельчаются внутри кишечной клетки и затем поступают из нее в окружающую паренхиму. Однако у многих Rhabdocoela, например у *Microstomum*, снабженные ресничками клетки средней кишки утратили способность к захвату твердой пищи, так что здесь пищеварение, очевидно, происходит в просвете кишки. Внеклеточные стадии пищеварения протекают, повидимому, при щелочной, внутриклеточные — при слабокислой реакции.

Интересно то участие, которое принимает кишечник в резорбировании некоторых частей полового аппарата, особенно желточных клеток, по окончании полового сезона (Westblad, 1922). После откладки яиц желточники распадаются и их клетки попадают на разных стадиях дегенерации в паренхиму. Часть их резорбируется в паренхиме, часть же, повидимому пассивно, в результате сокращений мускулатуры и отчасти вследствие активного фагоцитоза со стороны кишечных клеток (Gelei, 1928), продавливается через стенку кишечника в его просвет, а там переваривается.

С этими наблюдениями можно поставить в связь присутствие у некоторых наземных Triclada (*Rhynchodemus* и др.) и Rhabdocoela (*Phaenocora typhlops*) особого канала (ductus genito-intestinalis), ведущего от семеприемника в кишечник. Luther (1921) у *Phaenocora* наблюдал в этом канале разлагающуюся желточную массу, которую можно было проследить вплоть до кишечника. Таким образом неиспользованные при половом размножении желточные клетки утилизируются организмом. Непереваримые остатки пищи выбрасываются через рот.

Класс сосальщиков (Trematodes)

Пищеварительная система Trematodes имеет много точек соприкосновения с кишечником Turbellaria, состоя также из передней и слепо замкнутой средней кишки.

Гермафродитное поколение. Кишечник начинается терминальным или субтерминальным ртом. Только у рода *Gasterostomum* рот смещен на брюшную сторону к самой середине тела, тогда как передняя присоска, окружающая рот у Digenea, остается тем не менее на переднем полюсе. Положение рта у *Gasterostomum* многие авторы признают филогенетически важным, ибо оно говорит в пользу связи Digenea с Rhabdocoela, у которых рот

часто находится на брюхе. С и н и ц ы н (1905), напротив, полагает, что у *Gasterostomum* настоящий кишечник атрофировался, а вместо него возник вторичный на брюшной стороне. Подтверждение этому С и н и ц ы н видит в том, что у рода *Gastrophylax*, по Brandes (1898), помимо настоящей кишки, имеется на брюшной стороне кармановидное впячивание, которому этот автор приписывает значение придаточной кишки. У *Digenea* ротовое отверстие окружено хорошо развитой присоской, которая у *Monogenea* и *Aspidogasteridae* и некоторых других (среди *Digenea*) отсутствует. У *Monogenea* околоротовой валик двуразделен, образуя две губные складки. Губы могут быть очень плотными, а у *Udonella pollachii* даже одеты хитиновыми утолщениями, напоминающими челюсти. В ротовую полость некоторых *Monogenea* (*Octobothriidae*, *Microcotylidae*, рис. 144, А) открываются две особые боковые небольшие присоски.

Ротовая присоска обычно охватывает рот в виде мощного круглого валика с сильно развитой системой кольцевых и радиальных мышечных волокон в нем. Изредка ротовая присоска может терять свою типичную форму, приобретая по своим латеро-дорзальным краям несколько ушковидных выростов, например у *Crepidostomum*, *Gasterostomum* (рис. 142, А и В) и др. У *Monogenea*, а также у некоторых *Digenea* (*Fasciola hepatica* и др.) ротовая полость продолжается в так называемый глоточный карман, тонкостенный отдел, отчасти обхватывающий последующую глотку. Глотка у большинства *Trematodes* помещается непосредственно за ротовой полостью, но у части *Digenea* она смещается более или менее далеко назад вдоль пищевода. Глотка более или менее боченковидная, напоминающая луковичеобразную глотку *Turbellaria*. Она сильно мускулиста, причем у части *Monogenea* (*Axine* и др.) в ней имеются только кольцевые мышцы, у всех же прочих особенно сильного развития достигают радиальные мышцы. Снаружи и внутри глотка одета двумя пограничными мембранами. Кроме мышц в глотке обнаруживаются ганглиозные клетки, а у *Monogenea* — нередко еще железистые клетки, тела которых лежат вне глотки, в паренхиме. В некоторых случаях, повидимому, намечено известное постоянство клеточного состава глотки: так, у *Axine* на поперечном разрезе глотки видны четыре ядра, окруженные зернистой плазмой, у некоторых других видов — восемь ядер. Глотка может несколько высываться вперед через рот при поглощении пищи.

У большинства *Trematodes* следующий отдел кишечника, или *пищевод*, идет в виде непарной узкой трубочки за глоткой, но у *Digenea* нередко глотка как бы съезжает вдоль пищевода назад, так что последний дифференцируется на предглоточную часть, или *praerharynx*, и послеглоточную, или собственно *пищевод*.

У многих видов в пищевод открываются одноклеточные железы, которые называют слюнными.

Средняя кишка в личиночном возрасте, а также в наиболее простых случаях и у взрослых *Trematodes* имеет, как и у *Rhabdocoela*, вид простого продолговатого мешка, замкнутого на заднем конце.

Среди Monogenea простой кишкой обладает *Tetraonchus* и некоторые другие, среди Digenea — *Gasterostomum* (рис. 142), *Aspidogaster* и их

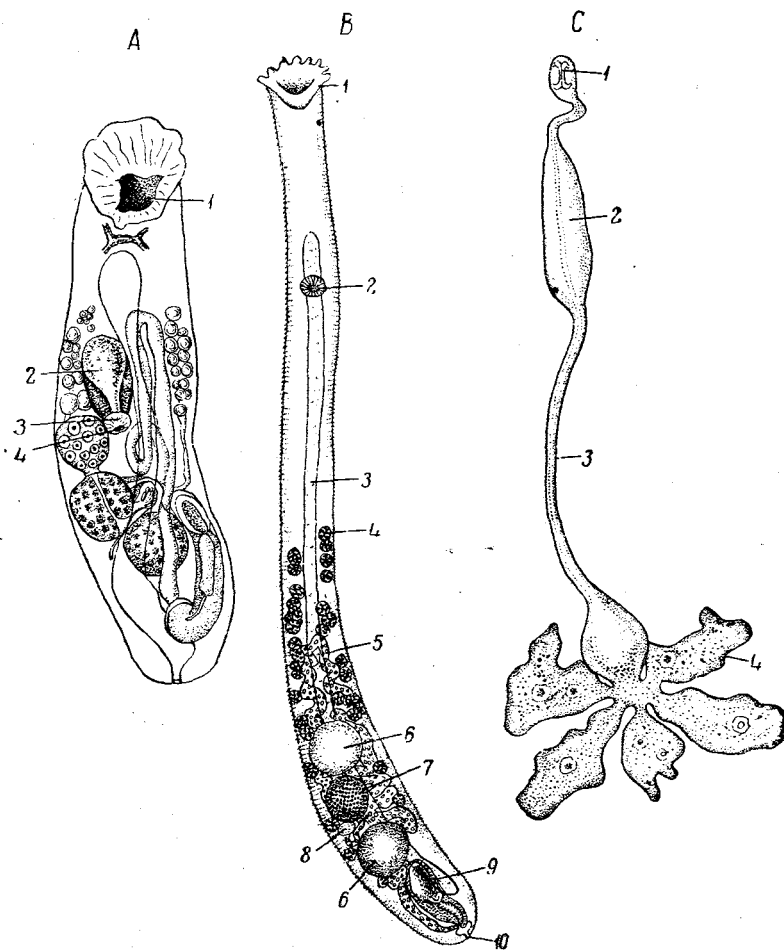


Рис. 142. А — *Gasterostomum papillosum* (Gasterostomidae).

1 — передняя присоска; 2 — средняя кишка; 3 — глотка; 4 — рот.

В — *Dolichoenterum longissimum* (Gasterostomidae).

1 — передняя присоска; 2 — рот и глотка; 3 — кишка; 4 — желточники; 5 — матка; 6 — семенники; 7 — яичник; 8 — оотид; 9 — копулятивный орган; 10 — половая клоака.

С — *Sanguinicola armata*, кишечник.

1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — короткие развилки кишечника. (А — по Вудхеру, В — по Озаки, С — по Эйсмунту.)

сородичи. У *Calinella* среди Monogenea кишечник простой, но приблизительно посредине тела сильно развитый семенник вызывает как бы местное продырявливание средней кишки, которая в этом месте обходит семенник с двух сторон. Данный род представляет

несомненный интерес, намекая нам на причины, которые повели к образованию типичной для большинства сосальщиков двуветвистой кишки. К такому разветвлению могло привести сильное развитие расположенного медианно полового комплекса, который в результате огибается с обеих сторон двумя латерально идущими ветвями кишечника.

Таким образом обычно как у *Monogenea* (рис. 143), так и у *Digenea* пищевод назад продолжается в две ветви средней кишки, которые тянутся почти вплоть до заднего конца тела. Впрочем у некоторых *Digenea* (*Prosotocus*, *Microphallus*) ветви так коротки, что едва доходят до половины длины тела.

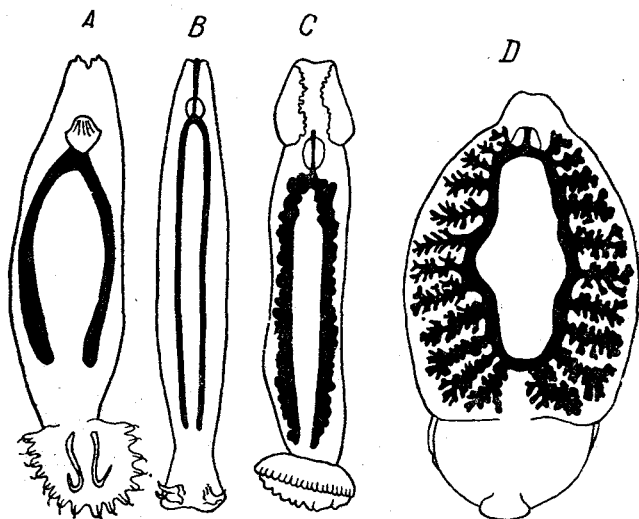


Рис. 143. Форма кишечника у разных *Monogenea*. А — *Gyrodactylus elegans*; В — *Amphibdella torpedinis*; С — *Calceostoma elegans*; D — *Epibdella hippoglossi* (из Зенкевича).

Уклонением от этого типа, очень частым у *Digenea*, менее частым у *Monogenea* (рис. 143, D), является образование боковых веточек, отходящих по наружному краю обоих главных стволов. У некоторых *Digenea* всего два таких побочных выроста главных стволов; они направлены вперед, так что вся средняя кишка получает очертания буквы Н (*Aporocotyle*, рис. 144, B). В других случаях (*Fasciola hepatica*) количество ветвей сильно возрастает и подобные ветви сами ветвятся. Есть, однако, случаи (у *Monogenea*), когда побочные ветки образуются и на внутреннем крае главных ветвей (рис. 144, A).

Другое уклонение заключается в установлении связи между обоими главными стволами кишечника. В наиболее простом случае соединение происходит на концах обоих стволов, которые загибаются друг к другу. Получается кольцевидно-замкнутая средняя кишка,

простая (*Dactylogyrus*, *Onchocotyle* среди Monogenea, Cyclocoeliidae, рис. 145, С и др. среди Digenea) или с боковыми веточками по наруж-

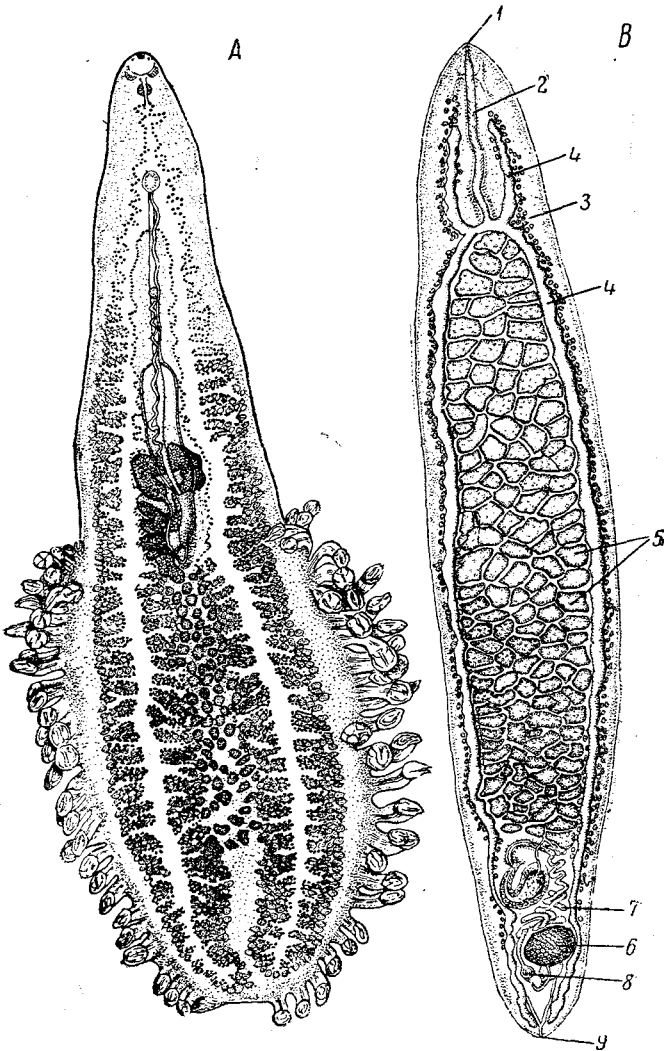


Рис. 144. А — *Microcotyle gotoi*. Обе ветви кишки снабжены побочными разветвлениями.

В — *Aporocotyle orientalis*.

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — желточники; 4 — передние и задние развилки кишки; 5 — семенники; 6 — яичник; 7 — матка; 8 — оотип; 9 — экскреторная пора (по Ямагутти).

ному краю (*Tristomum* и др. среди Monogenea). Если оба ствола кишки сливаются друг с другом посредине тела на большом протяжении,

задняя часть средней кишки получает вид длинного непарного канала, замкнутого на конце. Так дело обстоит у многих *Schistosomidae*, кишечник которых напоминает, таким образом, продырявленную кишку *Calinella*. У целого ряда *Monogenea* между обоими стволами устанавливается сообщение при помощи нескольких поперечных комиссур, которые у *Polystomum* ветвятся, а у *Microcotyle reticulata* образуют сложную сеть каналов, на фоне которой едва выделяются оба главных ствола.

Третье уклонение, наблюдаемое изредка лишь у *Digenea*, заключается в редукции одной из главных ветвей кишки, которая таким способом вторично делается простой — *Unicaecum*, *Haplocladus*. Здесь редукция одной ветви кишки есть результат сильного вытягивания тела в длину и напоминает нам одностороннюю атрофию некоторых органов в теле змей. В пользу односторонней атрофии свидетельствует *Distomum cesticillus*, у которого одна ветвь кишечника значительно короче другой.

За последние годы накопилось довольно много примеров сообщения задних концов средней кишки *Digenea* с внешней средой, функционально отвечающего заднепроходному отверстию. Так, у некоторых *Echinostomidae* обе ветви кишки открываются назад в мочевой пузырь. То же устройство имеется, повидимому, и у большинства *Assasoeliidae*, где соединение с мочевым пузырем устанавливается лишь у вполне половозрелого животного.

Позднее у некоторых рыбных двуусток было обнаружено открывание средней кишки наружу без посредства выделительной системы. При этом в одних случаях (*Diproctodaeum*, *Diploporus*) обе ветви самостоятельно открываются наружу на заднем полюсе животного, образуя две порошницы; в других случаях (*Opecoelus*, рис. 145) ветви кишки предварительно соединяются в узкий непарный канал, который затем и открывается наружу одним отверстием.

Физиология. Пища сосальщиков довольно сильно варьирована. Эктопаразиты, главным образом, питаются кровью, а также отчасти, повидимому, и кожным эпителием хозяина. Гематофагами являются и некоторые паразиты крови, легких, а также печени и кишечника. Однако очень многие Trematodes потребляют лишь остатки пищи или различные выделения хозяина. Так, *Fasciola hepatica* из печени рогатого скота и *Distomum xanthosomum* из печени *Podiceps* питаются, главным образом, желчью хозяина; *Distomum megastomum* из семенников краба *Portunus*, по *Grobbe*n, поглощают спермии хозяина. Некоторые кровяные двуустки, например *Sanguinicola* (рис. 143, C), обладают настолько редуцированной розеткообразной кишкой, что может быть высказано предположение об осмотическом питании.

Процессы пищеварения плохо изучены. В настоящее время считается, что переваривание пищи идет в просвете кишки и носит ферментативный характер.

Кишечник и рацида в состоит обычно из терминального рта, тонкого пищевода, на протяжении которого иногда диф-

ференцируется мускулистая глотка с радиальными мышцами, и из простого, мешковидного отдела, отвечающего средней кишке. Нередко рот отсутствует, а средняя кишка обнаруживает признаки дегенерации.

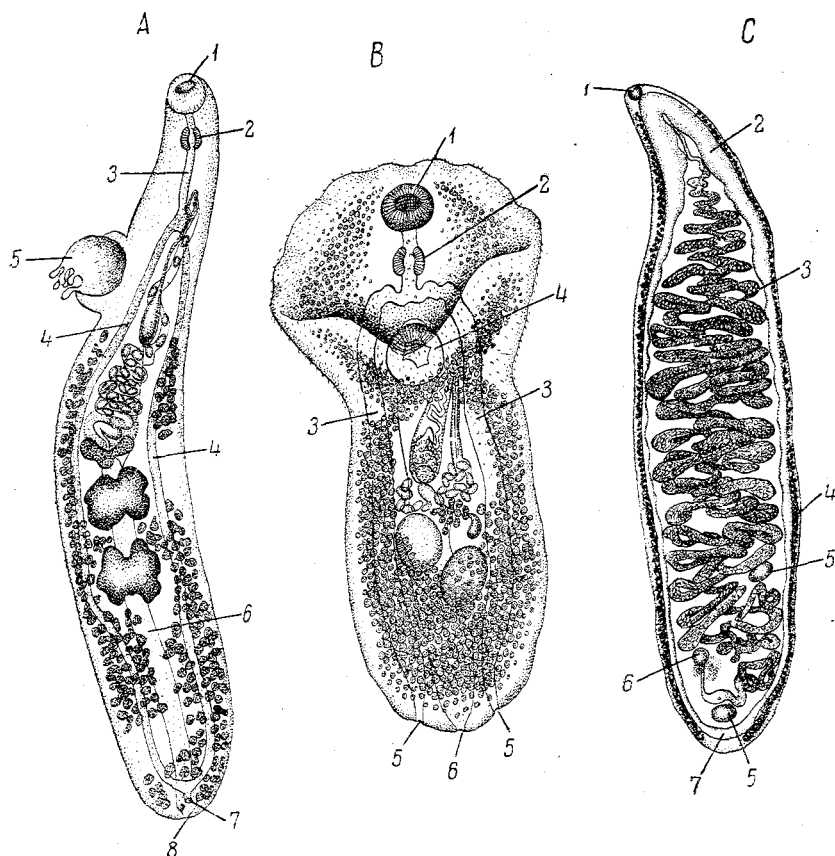


Рис. 145. А — *Opoeceolus lobatus*, сосальщик с анальным отверстием.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — кишка; 5 — снабженная сосочками брюшная присоска; 6 — выделительный канал; 7 — заднепроходное отверстие; 8 — экскреторная пора.

В — *Diploporus hemistoma*, сосальщик с двумя анальными отверстиями.

1 — рот; 2 — глотка; 3 — кишечник; 4 — брюшная присоска; 5 — заднепроходное отверстие; 6 — выделительная пора.

С — *Cyclocoelium orientale*.

1 — рот; 2 — кишка; 3 — матка; 4 — желточники; 5 — семенники; 6 — яичник; 7 — место соединения обоих стволов кишки (А и В — по Озаки, С — по Витенбергу).

Кишечник у спороцист совершенно атрофируется под влиянием паразитического образа жизни, так что питание идет осмотическим путем.

Кишечник редий. Терминальный рот ведет в мускулистую глотку, которая переходит в мешковидную среднюю кишку. Последняя иногда почти достигает заднего конца редии, но обычно сравнительно коротка. Притом, повидимому, рост редий сопровождается отставанием роста кишки, которая вследствие этого относительно уменьшается. Можно поэтому думать, что у редий осмотический образ питания играет существенную роль. В пользу такого предположения говорит и редукция средней кишки, имеющаяся, например, по С и н и ц ы н у (1911) у редий *Cercaria zernowi*.

Кишечник церкарий часто развит более или менее типично и состоит из ротовой присоски, глотки и средней кишки с двумя простыми ветвями. Однако, имеется ряд примеров рудиментации кишечника. Последний может становиться простым, мешковидным и даже терять при этом присоску и глотку (например, фуркоцеркарии *Schistosomidae*). В других случаях средняя кишка исчезает совсем, а у некоторых фуркоцеркарий весь кишечник вообще атрофирован.

Кишечник адоlescарий приближается по строению к пищеварительной системе взрослой формы.

Общее. Судя по всему сказанному, эволюция кишечника Trematodes начинается с простой, напоминающей *Rhabdocoela* формы кишки. Паразитический образ жизни вызывает образование ротовой присоски. Усиленное у паразитов развитие медианно расположенного полового комплекса ведет к продырявливанию первоначально простой средней кишки, а потом и к расщеплению ее на два боковых ствола. В дальнейшем парная кишка может испытывать частичное возвращение к непарному состоянию, осуществляющееся разными способами: то оба ствола просто соединяются своими концами, то сливаются своими задними частями на значительном протяжении, то один из стволов целиком исчезает. Сильное развитие побочных ветвей на главных стволах может иногда приводить к образованию сетевидной средней кишки.

Класс немертин (Nemertini)

Начиная с немертин пищеварительный канал червей приобретает свой третий главный отдел, а именно заднюю кишку с заднепроходным отверстием. Кишечник Nemertini (рис. 146) всегда представляет собой прямую трубку. Пищеварительная система состоит из собственно кишечника и из особого хоботка, служащего для овладения добычей. Оба образования, повидимому, независимого происхождения, а также, большей частью, и пространственно разделены, так что их можно разобрать в последовательном порядке.

Наиболее простым устройством обладает кишечник части *Palaeonemertini* (*Procarinina* и др.), где одинакового на всем протяжении калибра трубка лишь по гистологическому строению стенок обнаруживает свое деление на вышеуказанные участки. У прочих немертин кишечник обладает рядом более сложных дифференцировок.

Рот имеет вид продольно вытянутой щели и лежит субтерминально на брюшной стороне головного конца. У более примитивных форм (*Palaeonemertini*, *Heteronemertini*) рот находится позади мозга, у *Norplonemertini* он вторично смещается проксимально от мозга. Ротовая полость ведет в переднюю кишку, которая лишь в редких случаях бывает простой. У большинства немертин она распадается на более узкий пищевод и на следующий за ним более или менее расширенный «желудок»; у *Norplonemertini* желудок продолжается в тонкий, трубковидный пилорический отдел, тоже относящийся к передней кишке. У некоторых видов, например у *Carinoma*, граница между пищеводом и желудком лишь намечена легкой наружной перетяжкой. Иногда (*Amphiporus occidentalis*, рис. 146) пищевод открывается не в самое начало желудка, а на его брюшной стороне; вследствие этого передний конец желудка выдается вперед в виде слепого мешка; кроме того и сам пищевод у того же вида посылает назад над желудком объемистый слепой отросток. Средняя кишка (рис. 147) немертин (кроме вышеуказанной части *Palaeonemertini*) всегда образует боковые карманы. Сильнее всего боковые выпячивания развиты у *Norplonemertini*; нередко они ветвятся. Кроме того пилорический отдел передней кишки открывается у них не в самое

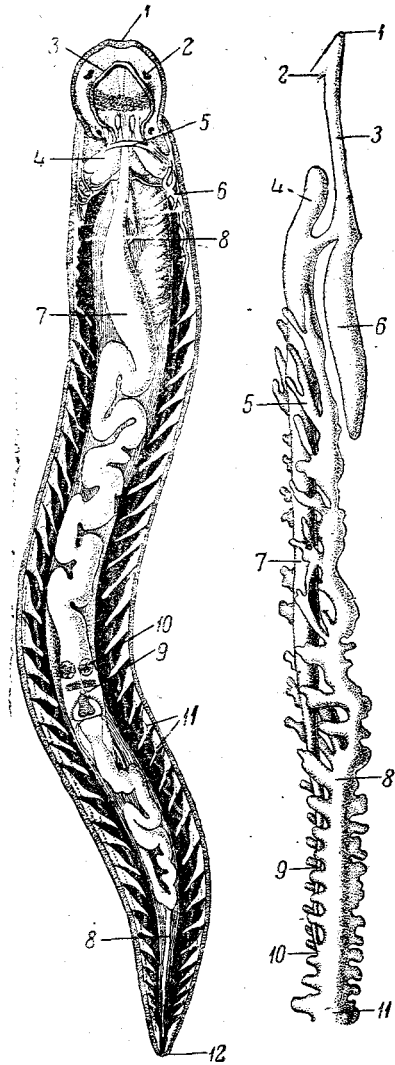


Рис. 146. Пищеварительный канал немертин. Слева — *Prostoma coronatum*, организация.

1 — отверстие влагалища хобота; 2 — глаза; 3 — передняя комиссура кровеносных сосудов; 4 — мозг; 5 — спинная мозговая комиссура; 6 — протонефридии; 7 — хобот; 8 — спинной кровеносный сосуд; 9 — функционирующий стилет; 10 — два мешочка с запасными стилетами; 11 — семенники; 12 — заднепроходное отверстие.

Справа — передняя часть кишечника *Amphiporus occidentalis*.

1 — рот; 2 — место впадения хоботка в пищевод; 3 — пищевод; 4 — слепой дивертикул желудка; 5 — слепая кишка; 6 — слепой дивертикул пищевода; 7 — желудок; 8 — начало двуветвистой слепой кишки; 9 — пилорический отдел желудка; 10 — место его впадения в среднюю кишку; 11 — передняя кишка (по Бюргеру и по Ку).

начало средней кишки, а несколько далее кзади со спинной стороны; поэтому передний конец средней кишки торчит вперед под пилорическим отделом в виде особого слепого участка. Слепой вырост средней кишки, подобно остальной кишке, снабжен боковыми отростками, передняя проксимально направленная пара которых особенно длинна. Число боковых выростов средней кишки варьирует от пяти до пятидесяти пар, причем число их с возрастом увеличивается.

Из дополнительных желез ротовая полость содержит венчик одноклеточных желез, которые В ü r g e r называет слюнными.

Задняя кишка очень слабо выражена и коротка; только у *Carinota armandi* она имеет несколько сантиметров длины. Анальное

отверстие лежит обычно терминально, а у тех видов (*Lineus* и др.), которые обладают тонким хвостиком на заднем полюсе тела, оно открывается на самом конце этого хвостика.

Дорзально от кишечника лежит хоботковый аппарат. Он состоит из мускулистого, иногда очень длинного хоботка, который может вворачиваться в особую полость, так называемое влагалище хоботка, или ринхоцель. При вворачивании хоботка на месте его отхождения от тела получается отверстие (хоботковая пора), ведущее сначала в полость особого впячивания, которую называют ринходеум, а затем в полость вворачивания самого хоботка. У большинства немертин хоботковая пора совершенно независима от рта и находится впереди него,

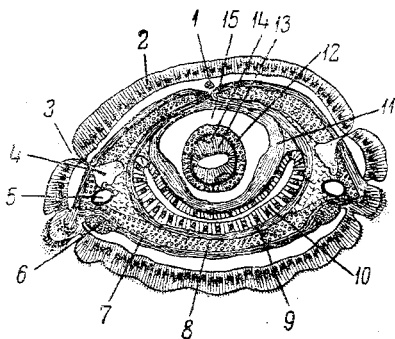


Рис. 147. *Tubulanus superbis* (Palaeonemertini), поперечный разрез тела.

1 — спинной нерв; 2 — эпителий; 3 — выделительная пора; 4 — протонефридальный канал; 5 — боковой кровеносный сосуд; 6 — нервный ствол; 7 — наружный слой кольцевых мышц; 8 — продольные мышцы; 9 — внутренний слой кольцевых мышц; 10 — кишечный эпителий; 11 — кольцевой слой мышц вокруг ринхоцели; 12 — продольные мышцы хоботка; 13 — наружный эпителий хоботка; 14 — спинной хоботковый нерв; 15 — ринхоцель. Под наружным эпителием в виде светлой щели изображена подкожная соединительная ткань (по Б ю р г е р у).

на переднем полюсе. Однако, у *Hoploneimertini*, где рот передвинут впереди, оба отверстия открываются совместно, а в некоторых случаях (*Monostylifera*) рот открывается даже не наружу, но впадает в ринходеум. Переход преддверья, или ринходеума, в собственно хоботок (впяченный) находится приблизительно на уровне мозга. Впяченный хоботок представляет собой полую, кзади слепо замкнутую трубку, стенки которой впереди переходят в стенки ринходеума. При выворачивании хоботка последний выталкивается наружу через ринходеум и хоботковую пору. Длина хоботка подвержена сильным вариациям, у некоторых видов превышая в три раза длину самого животного, так что ввороченный хоботок образует внутри влагалища извивы. Хоботок содержит продольную и кольцевую мускулатуру, а у *Heteronemertini* и *Hoploneimertini* по своему

гистологическому строению дифференцирован на два или три отдела. Особенно сложно его строение у *Norplonemertini*, хоботок которых вооружен одним или многими острыми стилетами (рис. 148). Передний, следующий непосредственно за ринходеумом отдел (ввороченного) хоботка *Norplonemertini* очень толстостенен и наиболее длинен. Средний, наиболее короткий отдел образует в полости хоботка перегородку, или диафрагму, из которой проксимально выдаются стилеты. Диафрагму пронизывает извергательный канал, через который устанавливается связь с наиболее дистальным третьим отделом хоботка. Несмотря по количеству стилетов, *Norplonemertini* делят на одностилетных (*Monostylifera*) и многостилетных (*Polystylifera*). Стиллет имеет вид короткой острой иглы с расширенным основанием. Даже у одностилетных всегда, кроме действующего стилета, в диафрагме имеется два или более кармашков с запасными стилетами внутри. Как происходит замена стилетов — точно не выяснено. Ввороченный хоботок лежит внутри мускулистого, вытянутого мешка, ринхоцеля, из которого хоботок и выворачивается через ринходеум наружу. Мускулатура хоботка и его влагалища, или ринхоцеля, происходит путем дифференцировки части мышц общего кожно-мускульного мешка.

На заднем конце хоботка часть его продольных мышц продолжается в один-два мускула ретрактора, прикрепляющихся к стенке хоботного влагалища. Втягивание хоботка обеспечивается сокращением этих мышц, тогда как выбрасывание его происходит, главным образом, при сокращении кольцевых мышц влагалища. У *Palaeonemertini* и *Heteronemertini* хоботок выворачивается весь до конца, у *Norplonemertini* — лишь до диафрагмы. Эпителий заднего, всегда остающегося ввороченным отдела хоботка *Norplonemertini* выделяет ядовитый секрет, попадающий в ранку, образуемую стилетом на теле добычи; извергательный канал диафрагмы служит для выведения секрета наружу.

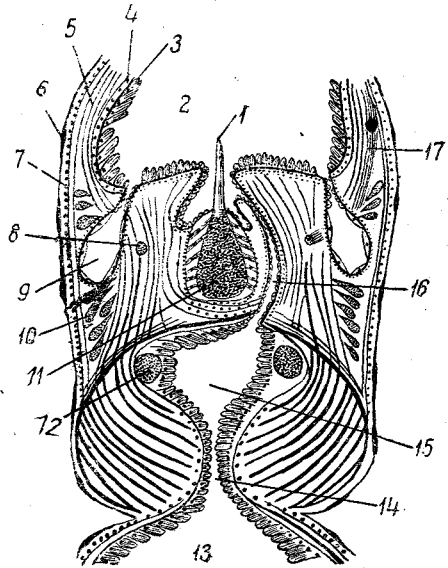


Рис. 148. Схема средней части хобота *Prostoma graecense* (Nemertini).

1 — стилет; 2 — передний отдел хобота; 3 — эпителий, выстилающий хобот; 4 — наружные кольцевые мышцы хобота; 5 — продольные мышцы; 6 — эндотелий, покрывающий хобот со стороны ринхоцеля; 7 — внутренние кольцевые мышцы хобота; 8 — переднее нервное кольцо хобота; 9 — мешочек, содержащий запасные стилеты; 10 — железистые клетки; 11 — основание стилета; 12 — заднее нервное кольцо хобота; 13 — задняя часть хобота; 14 — канал, ведущий из заднего отдела хобота в резервуар (15); 16 — канал, ведущий из резервуара в передний отдел хобота; 17 — нерв в стенке хобота (из Бемига).

Физиология. Немертины — хищники, большей частью проглатывающие добычу целиком, реже высасывающие ее. Добычей служат кольчатые черви, рачки и другие животные. Повидимому немертины охотно питаются и трупами животных. Настоящих паразитов среди немертин мало. Правда, *Malacobdella* живет в мантийной полости *Lamellibranchia* и приобретает даже некоторые признаки эктопаразитов (плоская, короткая форма тела, присоска), но по характеру питания она скорее — комменсалист, поглощающий часть пищи моллюска, которая поступает в мантийную полость. Только *Carcinonemertes*, живущий на жабрах десятиногих раков, сосет их кровь.

О характере пищеварения немертин почти ничего неизвестно. Интересна быстрота пищеварения; так, щупальце головного моллюска (*Loligo*), проглоченное немертиной *Cerebratulus*, уже через 6 минут оказалось наполовину переваренным (Wilson).

Общее. Помимо наличия хоботкового аппарата, представляющего специфическую характерную черту *Nemertini*, пищеварительная система немертин обладает еще следующими заслуживающими внимания чертами. Прежде всего следует отметить известную корреляцию между отсутствием мускулистой глотки и наличием хоботка. Несмотря на общее сходство пищеварительной системы немертин с таковой *Turbellaria*, у немертин отсутствует столь постоянный у всех турбеллярий орган, как глотка. Мне кажется, что хоботок, выполняющий по отношению к захвату пищи функцию, аналогичную функции трубчатой глотки турбеллярий, делает у немертин развитие глотки излишним.

Кишечник *Nemertini* обнаруживает ясную тенденцию к образованию слепых выростов. Последние формируются прежде всего средней кишкой, и притом двояким образом: по бокам и проксимально; кроме того напомним об образовании пищеводного и желудочного выступов кишечником *Amphiporus* и др. Образование боковых выростов кишечника связывают с наличием многочисленных парных гонад, в промежутках между которыми и выпячиваются боковые кармашки. Böhmig и некоторые другие сомневаются в возможности такого объяснения, указывая, что у *Amphiporus* боковые выросты переднего слепого выступа средней кишки заходят проксимально далеко за область распространения гонад. Нам думается, однако, что действие гонад может и при отсутствии их на протяжении известного участка кишки, тем не менее, отражаться и на нем. Нередко наблюдается, что какое-нибудь изменение органа, начавшееся под влиянием известных причин на определенном участке органа, распространяется и на прочие участки его, хотя бы там те же причины и не действовали. Получается явление, которое можно назвать своеобразной органической индукцией.

Кроме того бросается в глаза короткость и однородность устройства задней кишки. Эти черты быть может объяснимы тем, что *Nemertini* — группа, в пределах которой задняя кишка впервые закладывается, но, соответственно с этим, не успевает еще специализироваться и сложно дифференцироваться.

Класс нематод (Nematodes)

Кишечный канал круглых червей представляет собой длинную прямую трубку, которая начинается терминальным ртом, заканчивается же обыкновенно вентральной порошицей. Рот ведет в ротовую полость, имеющую более или менее округлые очертания. Это — впячивание головной кутикулы, которое дистально нередко продолжается в хитиновую ротовую капсулу (рис. 149, E). Одни из авторов (Rauther, Looss) соединяют это понятие с таковым ротовой полости, другие разделяют ротовую полость на *преддверие* (впячивание стенок головы) и на *ротовую капсулу* (дериват переднего конца пищевода). Ротовая капсула представляет собой как бы хитиновую чашу, на внутренней стенке которой могут сидеть колющие и режущие приспособления. Эти придатки могут подвижно сочленяться со стенками капсулы и несут характер зубов (рис. 149, D), челюстей или более длинных копий (*Dorylaimini*; рис. 149, C). Помимо довольно многих свободных нематод зубы и челюсти имеют и некоторые паразитические. Так, *Ankylostoma* имеет две пары брюшных зубов (рис. 149, D), зубы имеются на губах некоторых *Spirurata* и *Ascaridata* (*Protospirura*, *Goezia* и др.).

Следующий отдел кишки, *пищевод*, представляет собой более или менее длинную трубку, снаружи цилиндрическую, но внутри обладающую треугольным просветом. Стенки пищевода выстланы плотной кутикулой. Стенка состоит из трех секторов, соприкасающихся друг с другом своими узкими концами (рис. 149, B). Главная масса каждого сектора образована мышечными клетками с радиально расположенными фибриллами. Вдоль граней пищевода расположены ряды эпителиальных клеток (краевые клетки Loos). Таким образом стенки пищевода состоят из трех полос мышечных клеток, чередующихся с тремя полосами клеток эпителиальных. Как показали работы Martini (1903—1909), выделение внутренней кутикулы пищевода, а также и одевающей пищевод снаружи тонкой мембраны, происходит только за счет деятельности эпителиальных клеток. Интересно, что число клеток пищевода у свободноживущих форм, несмотря на их малые размеры, явственно больше (*Fiacra* — сорок две, *Enoplus* — пятьдесят четыре), чем у паразитических (разные виды *Ascaris* — двадцать четыре и тридцать клеток). Пищевод может быть либо одинакового диаметра на всем своем протяжении, либо вздуться в своей задней части в более толстую луковицу (*bulbus*). Большей частью имеется только задний *bulbus* (рис. 150, C), но у *Anguillulidae* есть, кроме того, средний *bulbus* перед нервным кольцом, а у *Symplocostoma hexabulba* имеется даже шесть слабо развитых луковиц (рис. 150, A). Луковица имеет три мускулистых клапана, способствующих переходу пищи из пищевода в среднюю кишку. Очень часто (*Spirurata*) задняя часть передней кишки изменяет структуру, становится железистой

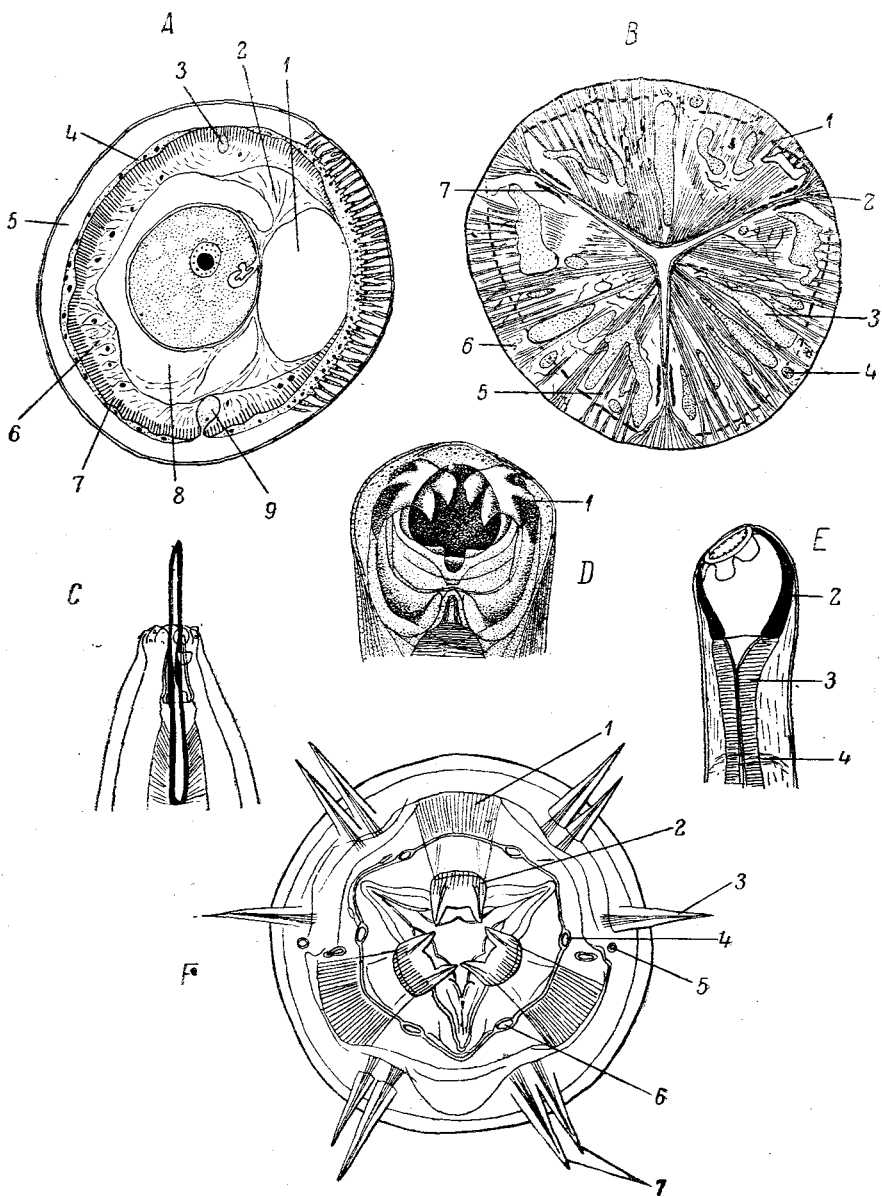


Рис. 149. *A* — *Trichuris suis*, поперечный разрез через передний отдел тела. 1 — продольный синус; 2 — соединительнотканый «мезентерий»; 3 и 9 — спинной и брюшной валики гиподермы; 4 — гиподерма; 5 — кутикула; 6 — зона плазматических мешков мышечных клеток; 7 — перерезанные мышечные клетки; 8 — общая полость тела.

B — *Parascaris equorum*, поперечный разрез пищевода.

1 — одна из трех граней пищевода; 2 и 7 — волокна, лежащие по трем граням пищеводного канала; 3 — железы; 4 — ядро клетки; 5 — пучки радиальных мышц; 6 — продольный нерв.

C — *Dorylaimus obtusicaudatus*; изо рта торчит так называемое «копье».

D — *Ankylostoma duodenale*, передний конец. В ротовой полости видны острые зубы и сосочек (1); *E* — *Chabertia ovina*, передний конец с левой стороны.

2 — стенка ротовой капсулы; 3 — глотка; 4 — нервное кольцо.

F — *Enoplus communis*, головной конец спереди.

1 — мышцы челюстей; 2 — челюсти; 3 и 7 — щетинки; 4 и 6 — головные сосочки; 5 — боковой орган.

и дифференцируется в особый железистый отдел пищевода (рис. 150, В).

Задний конец пищевода нередко вдается в просвет средней кишки в виде трехлопастного клапана (cardia), препятствующего обратному движению пищи.

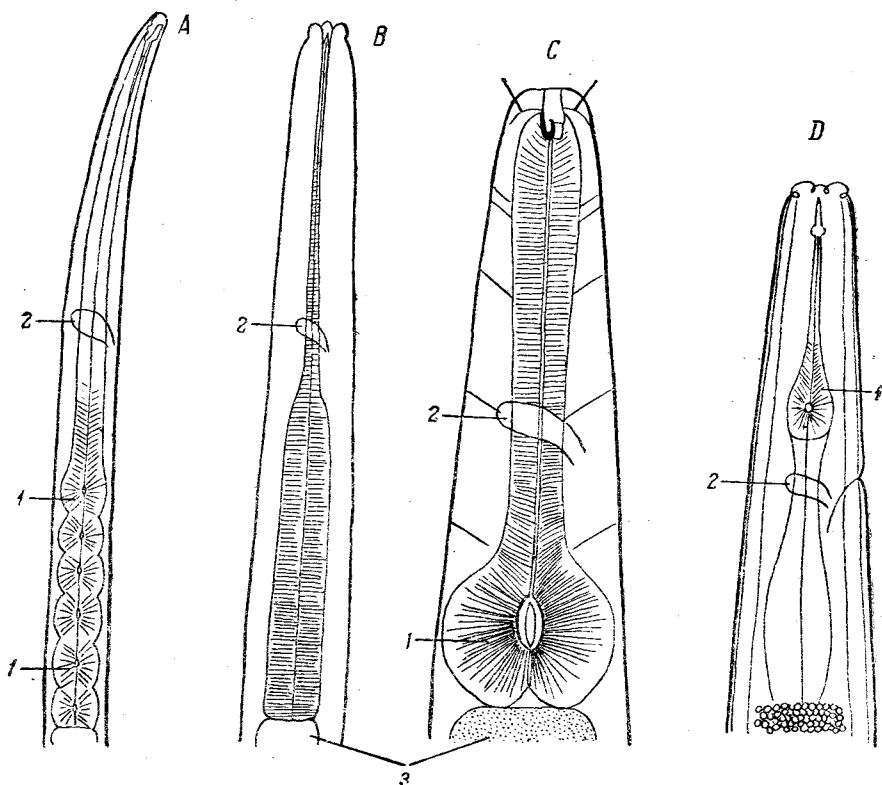


Рис. 150. А — *Symplocostoma hexastoma* с шестью луковицами на протяжении пищевода; В — *Dorylaimus carteri* с пищеводом из двух участков; С — *Punctodora ratzeburgensis*, пищевод с луковицей позади нервного кольца; D — *Tylenchus pratensis*; пищевод с луковицей впереди нервного кольца.

1 — луковица; 2 — нервное кольцо; 3 — средняя кишка.

Совершенно своеобразное устройство имеет пищевод у Trichuroidea и Mermithidae. У первых лишь самый передний отдел пищевода трехгранен и снабжен мускулатурой, у Mermithidae мускулатуры нет вовсе. Пищевод этих червей состоит из ряда друг за другом расположенных крупных клеток, которые пронизаны очень узким каналом пищевода (рис. 151). У Trichuroidea (рис. 149, А) этот тяж клеток сообщается со средней кишкой, у Mermithidae он замкнут слепо, так же как и передний конец средней кишки. У волосатиков (Gordiacea) во взрослом состоянии вовсе нет передней кишки, да и ротовое отверстие замкнуто.

Пищевод *Nematodes* богато снабжен одноклеточными или многоклеточными железами (рис. 149, В). Чаще всего желез три — спинная и две субвентральных, но у *Oxyuris Martini* насчитывает шесть субвентральных желез. У свободноживущих видов пищеводные железы открываются в ротовую полость, у паразитических отверстия субвентральных передвигаются более или менее далеко назад. Описанные железы залегают внутри трех мускульных секторов пищевода. Протоки желез очень тонки, нередко образуют боковые петли и веточки и выстланы сильно преломляющей свет кутикулой.

Помимо этих желез *Rauter* описал еще две особые боковые железы, которые лежат по сторонам пищевода. У некоторых свободноживущих форм (*Thoracostoma*, *Cylicolaimus*) субвентральные железы многоядерны, у *Diostophymidae* все три железы многоядерны, но, как правило, они содержат у нематод по одному ядру.

Слепыми мешковидными отростками обладает пищевод только у некоторых *Ascaridata*. У *Rhabdiascaris*, *Goezia*, на заднем конце пищевод продолжается в единственный направленный дистально отросток, у рода *Multicaecum* таких отростков несколько; выросты имеют железистое строение.

Средняя кишка представляет собой трубку из одного слоя эпителиальных клеток. У свободных форм она совершенно прямая и круглая, у паразитических — часто сплюснутая или складчатая. Большая часть эпителия состоит из многочисленных цилиндрических клеток как с наружной, так и с внутренней сторон одетых тонкой пограничной мембраной. Однако у некоторых свободных (*Chromospirura*, *Rhabditidae*) и паразитических (*Ankylostoma*, *Sclerostomum* и др.) нематод кишка состоит всего из двух рядов одноядерных клеток. Зато, иногда, в таких случаях (*Strongylus equinus*) каждая из немногих клеток кишки содержит до пятисот ядер, возникших, повидимому, посредством amitotического деления.

У некоторых видов *Monhystera* средняя кишка, повидимому, состоит даже всего из одного ряда клеток. Малочисленный клеточный состав кишки некоторых круглых червей рассматривают как признак эмбрионального характера: у таких форм кишечник как бы задержался на личиночной стадии развития, вследствие чего не было достигнуто нормальное число эпителиальных клеток. У ряда *Ascaridata* (*Heterocheilidae*) передний конец средней кишки носит характер направленного вперед слепого выроста вследствие того, что

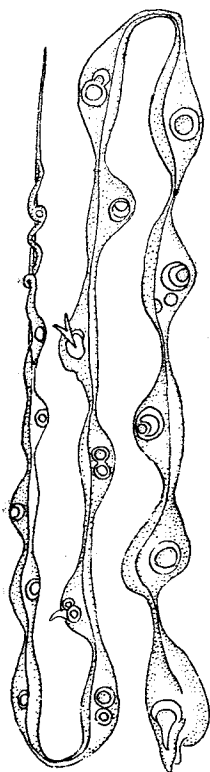


Рис. 151. Часть выделенного пищевода *Hexameris albicans*; пищевод состоит из одного ряда крупных клеток (по Мейснеру).

пищевод впадает дорзально несколько кзади от начала средней кишки (сравни *Nemertini*).

Интересное изменение испытывает средняя кишка у *Mermithidae*, где она образует слепо замкнутый мешок, лишенный связи как с пищеводом, так и с порошицей. Здесь кишка служит лишь для накопления запасных питательных материалов, которыми она обогащается во время паразитического периода жизни.

Интересно, что у нематод средняя кишка окружена лишь тонкой соединительнотканной мембраной и совсем лишена мускулатуры. Только в заднем отделе средней кишки у некоторых паразитов (*Oxyuris*, *Ankylostoma*) имеется несколько кольцевых мышечных волокон.

У самцов *Leptosomatini* средняя кишка подвергается полной дегенерации.

Задняя кишка дорзо-вентрально сплюснута соответственно с формой поперечной анальной щели и у самца представляет собой клоаку, ибо в нее открывается мужской половой проток. Она невелика и отделена от средней кишки сфинктером, состоящим из одной мышечной клетки. Кишка состоит из небольшого, нередко вполне определенного (у *Oxyuris curvula* — семь) числа клеток. В начале задней кишки открываются одноклеточные анальные железы.

У *Tylenchus semiparasiticus*, *Philometra* и многих *Dracunculidae* и *Mermithidae* задняя кишка и порошица отсутствуют, так что кишечник является слепо замкнутым.

Физиология. Большинство свободноживущих нематод питается растительным и животным детритом, некоторые виды специализировались на диатомовых водорослях (*Monhystera*). Сухопутные *Dorylaimus* высасывают корни растений, прокалывая своим ротовым копьём оболочки растительных клеток. Некоторые свободные нематоды ведут, однако, хищнический образ жизни, питаются коловратками, тихоходками и другими нематодами. Так, относительно *Mononchus papillatus* имеются наблюдения, что один *Mononchus* за 3 месяца высосал 1332 более мелких нематоды.

Паразитические нематоды питаются в большинстве случаев тканями или соками хозяина. Питание тем и другим хорошо видно у *Ankylostoma*. При помощи зубов своей ротовой капсулы *Ankylostoma* прямо грызет кишечный эпителий, но вместе с тем в рот паразита попадает и кровь из субэпителиальной капиллярной кровеносной сети. В других случаях, как у *Rhabdias* из легких лягушки, главным продуктом питания служит кровь хозяина, тогда как личинки *Trichinella*, наоборот, питаются лишь веществом разрушаемых ими мышечных волокон. Аскариды питаются, повидимому, пищевыми соками хозяина, которые они окончательно перерабатывают в своем кишечнике. Довольно многие кишечные виды питаются содержимым кишечника, особенно же богатой бактериальной флорой кишки. Интересно, что некоторые, казалось бы, настоящие паразиты кишечника, на самом деле ведут хищнический образ жизни. Так, *Witen-*

Berg наблюдал, что некоторые Trichostrongylidae из кишечника лошади питаются исключительно инфузориями, живущими в кишке, и притом производят среди инфузорий строгий отбор, захватывая только представителей рода *Cyclopothium*. Наконец, особенно относительно некоторых полостных и тканевых паразитов можно думать, что они питаются через кожу, осмотическим путем. Такой способ питания сказывается и на частичной утрате этими паразитами их пищеварительной системы (см. выше). Сильнее всего это выражено у одной aberrантной нематоды, *Buddenbrockia* из полости тела мшанок *Plumatella*. Schröder (1912) говорит, что все тело этого паразита состоит из наружного эпителия, слоя мышц и полости, в которой развиваются половые клетки: всякие следы кишечника, рта и порошицы исчезли.

Сведения о процессах пищеварения очень скудны. Известно, что содержимое средней кишки нематод имеет кислую реакцию. У *Ascaris* найдены в кишечнике ферменты, разлагающие белок, гликоген, крахмал и сахар.

Класс щетинконогих (Chaetopoda)

Кишечный канал Chaetopoda, имея в общем характер прямой трубки, в строении отдельных своих частей весьма многообразен.

Ротовое отверстие расположено субтерминально или даже терминально и бывает окружено разным числом (две-три) кожных складок — губ. Эктодермальная передняя кишка довольно длинна и занимает несколько сегментов. Начальная часть передней кишки образует более или менее сильно развитую глотку. У громадного большинства Sedentaria, питающихся планктоном или мелким детритом, глотка выражена очень слабо. Напротив, у хищных Errantia и некоторых Archiannelides она развита наиболее сильно и образует выпячивающийся из рта при захвате добычи «хоботок» (рис. 152, А). Терминология отдельных частей кишки разработана пока крайне неудовлетворительно; мы будем называть глоткой всю часть кишки, способную к выпячиванию наружу (рис. 154, А). Длина глоточного отдела варьирует; у форм с мощным «хоботком» он может достигать четверти длины всего кишечника. Хоботком называется участок глотки, окруженный мощной мускулатурой и напоминающий луковичеобразную глотку Rhabdocoela. Обычно между хоботком и ртом вставлен тонкостенный отдел глотки, который можно назвать преддверием. Ввиду того что выворачивание хоботка служит для захватывания добычи, на переднем конце вывороченного хоботка развиваются различные приспособления для этой цели. Глотка и хоботок, являясь частями передней кишки, выстланы хитиноидной кутикулой. В наиболее простых случаях (у некоторых Syllideae по Malacquin) на том месте хоботка, которое при выворачивании выдается наиболее далеко вперед, появляется гладкое кольцевидное утолщение кутикулы — хитиновое кольцо (рис. 152, В). У других Syllideae передний край этого кольца усажен ровными мелкими зубчи-

ками (рис. 152, D), у третьей группы видов зубов меньше, они крупнее и усажены вторичными зубчиками (рис. 152, E, F). Наконец у некоторых Syllidae, помимо описанной арматуры, на спинной стенке хоботка развивается независимо от кольца крупный непарный зуб (рис. 152, C).

Чрезвычайно много вариаций зубного аппарата описывает Ehlers (1864 — 1868) в своей классической монографии щетинконогих червей. Так, в некоторых случаях (*Phyllodoce*, *Eulalia*) вместо сильно хитинизированного венца зубов имеется венчик мясистых сосочков, обтянутых хитиновой кутикулой; служа для захвата добычи, эти образования не могут так вонзаться и разрывать ее, как зубы. У других форм (*Chrysopetalum*, *Polynoë*, *Sigalion*) имеются всего две латерально расположенных мощных челюстных пластинок (рис. 153, A). У *Nereis* к ним прибавляются расположенные позади пластинок мелкие, неправильно разбросанные зубчики (рис. 154, B). Крайне интересен челюстной аппарат у семейства Eunicidae (*Eunice*, *Diapatra* и др.). Здесь челюстной аппарат лежит внутри особого слепого выпячивания глотки — челюстного мешка. Последний лежит под кишкой и впадает в самую переднюю часть кишечника (рис. 152, G). На верхней и нижней стенке мешка имеются по две верхних и нижних челюсти. Нижние челюсти большей частью

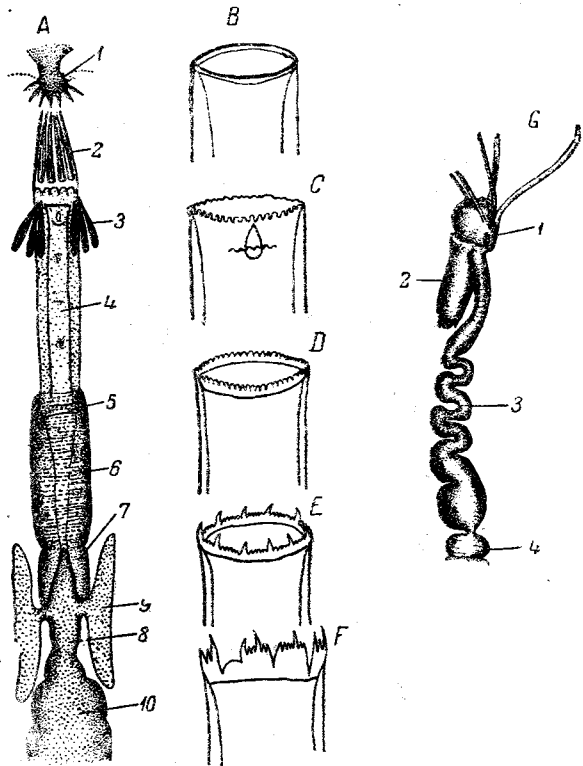


Рис. 152. A — *Syllis hyalina*, передний отдел кишечника. B — F — хитиновое вооружение глотки различных Syllidae.

1 — рот; 2 — глоточные железы; 3 — железа хоботка; 4 — хоботок; 5 — хитиновое кольцо; 6 — proventriculus; 7 и 8 — ventriculus; 9 — слепые выросты ventriculus; 10 — средняя кишка.

B — *Syllides longicirrata*; C — *Eusyllis monilicornis*; D — *Myrianida maculata*; E — *Autolytus longiferiens*; F — *Amblyosyllis*.

G — *Eunice limosa*, головной конец тела (1) и передний участок кишечника, вид сбоку; 2 — челюстной мешок; 3 — глотка; 4 — средняя кишка (A — F по Малакэн, G — по Элерсу.)

по Малакэн, G — по Элерсу.)

состоят каждая из одного куска, но верхние — из нескольких отдельных зубцов, а иногда из нескольких рядов зубцов, общее число которых может достигать ста сорока для каждой челюсти (*Staurocephalus*, рис. 153, *B*). Нечто аналогичное челюстному мешку имеется в слабее развитом виде и у некоторых Archiannelides.

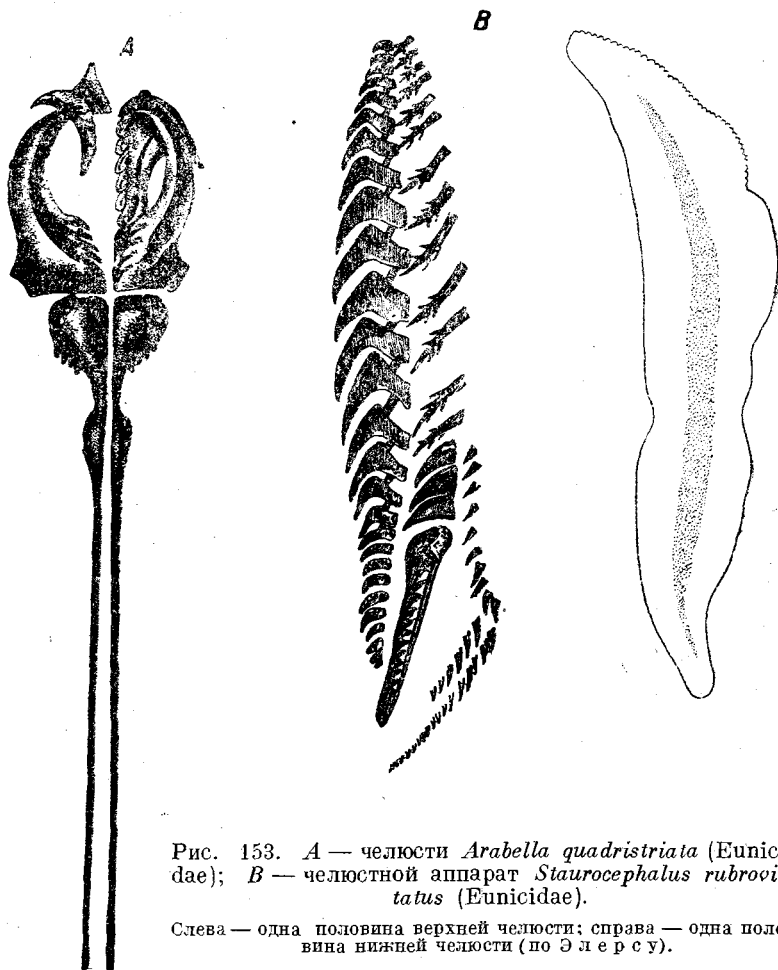


Рис. 153. *A* — челюсти *Arabella quadristriata* (Eunicidae); *B* — челюстной аппарат *Staurocephalus rubrovittatus* (Eunicidae).

Слева — одна половина верхней челюсти; справа — одна половина нижней челюсти (по Э л е р с у).

Интерес описанного образования заключается в том, что челюстной мешок по своему положению напоминает влагалище радулы моллюсков, как на это указал P e l s e n e e r. Сам же челюстной аппарат в том виде, в каком он имеется у *Staurocephalus*, чрезвычайно походит на радулу. У Eunicidae удалось установить наличие смены зубов, заменяющихся новыми.

В свое время E i s i g описал интересную эктопаразитическую полихету *Ichtyotomus sanguinarius*, прикрепляющуюся своими челю-

стями к плавникам морских рыб. Эти челюсти, в связи с паразитическим образом жизни, испытали интересное изменение. Они имеют вид двух стилетов, перекрещенных наподобие ножниц (рис. 154, C). Сначала стилеты складываются в одно общее острие и вонзаются в тело рыбы, затем они раздвигаются действием особых мышц, как раскрывающиеся ножницы, и остаются в таком положении, прикрепляя паразита к телу хозяина. За хоботком следует сильно вытянутый отдел передней кишки — пищевод.

Пищевод нередко образует изгибы или дифференцируется (особенно у Syllidae, рис. 152, A) на несколько различных по строению участков. В таких случаях за преддверием и мускулистой глоткой следует сначала мускулистый же proventriculus, а за ним ventriculus, выстланные тонкой кутикулой, которая в proventriculus может даже образовывать хитиновое колечко.

У ряда других Polychaeta пищевод расширяется в так называемый желудок, иногда с маленькими боковыми слепыми отростками.

Средняя кишка Chaetopoda в самых простых случаях (Archannelides) имеет вид тонкой прямой трубки, тянущейся до последнего сегмента тела и на месте диссепиментов нередко обнаруживающей легкие пережимы. Имеются, однако, случаи (*Stylarioides* рис. 154, A, *Pectinaria*, aberrантная полихета *Sternaspis* и др.), когда

средняя кишка сильно вытягивается и образует многочисленные петли, заполняя почти всю полость тела. При этом имеются данные, что у *Pectinaria* отдельными участками кишки, морфологически неразличимыми, выделяются различные ферменты. У многих средняя кишка обнаруживает не только физиологические, но даже морфологические дифференцировки. Так, у *Ampharete*, *Amphiteis* и др. имеется желудкообразное расширение переднего участка средней кишки, которое особенно сильно выражено у *Flabelligera*. В других случаях увеличение емкости кишки достигается тем, что между диссепиментами она раздается в стороны и образует боковые карманы (некоторые Syllidae, Polynoidae, *Chrysopetalum* и др.). Крайний член этого морфологического ряда, *Aphrodite* (рис. 155), обладает главным стволом кишки, превращенным в мускулистую трубку (вроде пищевода); по обе стороны ствола имеется восемнадцать пар

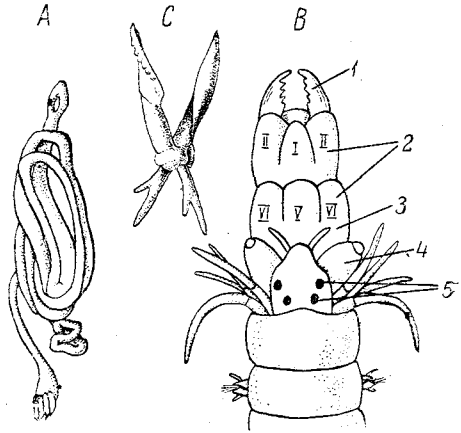


Рис. 154. А — *Stylarioides wyvillei* длинный, петлеобразно извитый кишечник; В — головной конец *Nereis* с вывернутой наружу глоткой и челюстями.

1 — челюсти; 2 — глотка; 3 — антенны; 4 — пальпы; 5 — глаза.

С — челюсти *Ichtyotomus sanguinarius* (из Кюкенталя).

длинных слепых дивертикулов, посылающих от себя дорзально вторичные слепые разветвления. Как показал Jordan, все переваривание и всасывание пищи происходит в дивертикулах, тогда как главный ствол кишки служит лишь для размельчения пищи. При впадении дивертикулов в главный ствол имеются мускулистые расширения, ампулы, сокращением которых размельченная пища

вгоняется в дивертикулы. Для того чтобы туда не попадали слишком крупные куски, служит фильтр из особых длинных ресниц, расположенных у входа в дивертикулы. При введении в кишечник порошка кармина Jordan видел у *Aphrodite*, что зерна краски попадают в дивертикулы.

Вдоль верхней (*Lumbricidae*) или нижней (*Pectinaria*) стороны средней кишки иногда проходит длинная и глубокая борозда, вдающаяся в просвет кишки в виде продольного валика, называемого *тифлосолем*. Тифлосоль служит для увеличения всасывательной поверхности кишки. Повидимому за счет подобного тифлосоля возникает очень своеобразный орган у *Amphicteis gunneri*, подробно описанный Дьяконовым (1913). У этого червя внутри расширенного желудочного отдела средней кишки вдается глубокое мешковидное выпячивание ее стенок, отверстие которого смотрит в целом, а слепой конец — в просвет кишки.

Иногда мешок может, повидимому, выворачиваться в полость тела. Быть может у *Amphicteis* один конец тифлосоля отшнуровался от стенки кишки внутрь ее в виде полой трубки.

Рис. 155. Кишечный канал *Aphrodite*.

1 — пищевод; 2 — загиб кишечника кпереди; 3 — средняя кишка; 4 — боковые слепые дивертикулы кишки с боковыми веточками (5) и ампулами (6); 7 — задняя кишка (из Кюкенталя).

Наконец у многих *Capitellidae* по Eising и некоторых *Eunicidae* на нижней стороне средней кишки от нее отщепляется тонкий канал, *побочная кишка*, которая на своем переднем и заднем конце коммуницирует с кишечником. Побочная кишка, подобно аналогичному «сифону» *Gephyre* и *Echinoidea*, имеет респираторное значение: заглоченная через поросицу вода прогоняется через побочную кишку кпереди и отдает ее стенкам растворенный в воде кислород.

Задняя кишка всегда коротка и лежит целиком в последнем сегменте. Порошица лежит терминально, лишь в редких случаях несколько смещаясь на спинную сторону.

Железы пищеварительного тракта. Довольно часто встречаются у *Annelides* железы, впадающие в глотку и которым можно дать общее название слюнных. Иногда они, подобно тому, как у низших червей, образуют простые пакетообразные скопления, но в других случаях (*Travisia*, *Terebellides* и др.) превращаются в довольно объемистые, складчатые мешки, которые при помощи тонких протоков сообщаются с передней кишкой. У *Lumbricidae*, по некоторым данным, в стенках глотки залегают разбросанные одноклеточные «слюнные» железы. Иногда мы находим и чрезвычайно специализированные по функции глоточные железы. Так, у упоминавшегося выше паразита рыб *Ichthyotomus* в глотку впадает непарная гемофильная железа, секрет которой мшает свертыванию крови хозяина.

Совершенно особого рода образования представляют собой «известковые железы» дождевых червей, известные также под названием мореновских желез (рис. 156). Это — иногда более или менее простые, иногда чрезвычайно сложные, складчатые (например у *Helodrilus*) выпячивания пищевода. В просвете их нередко наблюдается большое количество углекислой извести, либо в виде правильных и сравнительно крупных ромбических кристаллов, либо в виде молочно-белой массы из мельчайших аморфных зернышек. О функции этих

желез высказывалось много предположений. Дарвин считает ее двоякой. А именно, прежде всего через эти железы выводится избыток углекислой извести, поглощаемой червем в опавших листьях, служащих ему пищей. Однако Biederman (1910) замечает, что в листьях кальций содержится, главным образом, в виде шавелевокислой соли, которая должна в неизменном виде выводиться вместе с экскрементами. С другой стороны, Дарвин полагает, что секрет желез служит для нейтрализации избытка гуминовых кислот, поступающих в кишку при переваривании подгнивших

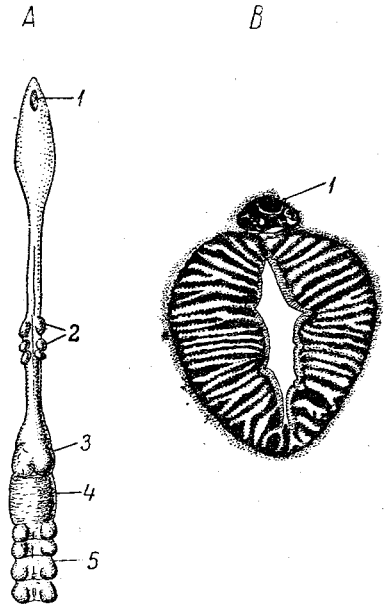


Рис. 156. А — передняя часть кишечника *Lumbricus*:

1 — рот; 2 — известковые железы; 3 — зоб; 4 — мускульный желудок; 5 — средняя кишка (по Рей-Ланкестеру).

В — поперечный разрез известковой железы *Helodrilus caliginosus*.

1 — спинной кровеносный сосуд; железа разбита на камеры, отделенные друг от друга (черными) перегородками (по Смиту).

листьев. H a r r i n g t o n, проверявший Д а р в и н а, приходит к тому же выводу, ибо при усилении кислотности пищи увеличивается образование углекислой извести в известковых железах. S o m b a u t (1907), базируясь на сильной васкуляризации желез, считает их скорее всего за дополнительный орган дыхания (внутренние жабры). Образование конкреций углекислой извести служит по его мнению для связывания обильно выделяемой при дыхательных процессах углекислоты, которая могла бы вредно действовать на червей при их жизни глубоко под землей.

Имеются и другие железистые образования кишечника, значение которых еще менее выяснено. Так, у довольно многих Polychaeta есть пара желез, впадающих в задний отдел пищевода (*Arenicola*, *Terebellides*) или в ventriculus, причем иногда (*Terebellides*) они могут достигать большой мощности. Сильно складчатое строение этих желез у *Terebellides* напоминает мореновские железы дождевых червей.

Ф и з и о л о г и я. По характеру пищи Chaetopoda могут быть разбиты на хищников (особенно свободноподвижные формы, в частности Nereimorpha), на растительноядных (*Nereis cultrifera*, *Diopatra*, *Nerine*) и на формы, питающиеся преимущественно детритом с находящимися в нем мелкими организмами. Известный интерес представляют некоторые формы последней категории, заглатывающие ил (*Arenicola*, *Flabelligera*, *Stylarioides* и др.) или частицы почвы (дождевые черви). Дождевые черви пропускают через свой кишечник громадные количества земли. При этом, с одной стороны, имеющиеся в почве органические остатки утилизируются для питания, с другой стороны, заглатывание земли служит дождевому червю и для продвижения его в земле. Червь, посаженный в сосуд с чистым сырым и плотно убитым песком, зарывается очень медленно и притом выпускает от времени до времени через порошницу значительные количества песка. Д а р в и н иногда наблюдал, что фекальные столбики дождевого червя состояли почти из чистого мела, который вряд ли мог служить для питания. Наряду с почвой дождевые черви глотают, однако, опавшие листья, частицы растений, а в экспериментальных условиях даже кусочки мяса или разрезанных на мелкие части других дождевых червей.

Химизм пищеварения лучше всего, хотя все же очень недостаточно, исследован для дождевого червя. Повидимому некоторые подготовительные стадии пищеварения могут протекать еще вне тела червя: Д а р в и н наблюдал, как захваченные червем в его нору листья очень быстро (через несколько часов) буреют, вследствие обработки их вытекающей из рта червя жидкостью. Эта жидкость как бы мацерирует листья и облегчает их переваривание. По всей вероятности жидкость есть секрет слюнных желез. F r e d e r i c q и др. установили, что стенки кишки дождевого червя содержат протеолитический фермент, легко растворяющий фибрин при щелочной реакции. Таким образом здесь имеется налицо фермент, близкий к трипсину. Прибавление вытяжки из кишки к 1% крахмальному

клейстеру приводило к образованию сахара, мальтозы, что говорит о наличии у червя диастатического фермента, амилазы. Точно так же было обнаружено и присутствие инвертирующего гликоген фермента. Lesser и Taschenberg обнаружили в вытяжке кишки жиры, расщепляющие липазу. Ферментов, действующих на клетчатку, у дождевых червей не найдено. Szarski (1936) различает у *Chaetogaster* передний отдел средней кишки с кислой реакцией — в нем перевариваются белки — от заднего со щелочной реакцией; здесь, кроме белков, идет переваривание жиров и крахмала.

Что касается Polychaeta, то работы Jordan, Darboux и др. над *Aphrodite* и Brasil (1907) над *Lagis koreni* обнаружили у них присутствие трипсиноподобного протеолитического фермента и амилазы. Присутствие липазы осталось не вполне доказанным.

Общее. По сравнению с предыдущими группами червей, щетинковые характеризуются следующими прогрессивными чертами в развитии пищеварительной системы. Во-первых, получают усиленное и разнообразное развитие органы захвата пищи в виде хитиновых зубов, челюстей и т. д. Следует отметить разнообразие их, доказывающее, что мы имеем дело с еще не установившейся в своем строении системой. Во-вторых, у Chaetopoda упрочивается дифференцировка многоклеточных, мешковидных (а не одноклеточных и пакетообразных) «слюнных желез» передней кишки. Напротив, развитие специальных желез, открывающихся в среднюю кишку, наблюдается у Chaetopoda редко.

Класс пиявок (Hirudinea)

Кишечник пиявок обнаруживает большое разнообразие в устройстве передней кишки, тогда как средняя кишка построена гораздо более однотипно.

Пищеварительный канал начинается ротовой присоской, в глубине которой открывается рот. Рот занимает в присоске обыкновенно центральное положение. Однако у некоторых родов (*Notostomus* и др.) рот лежит на спинной стороне присоски, почти у переднего ее края. Рот ведет в очень короткий отдел, ротовую полость, который ясно дифференцирован лишь у Arhynchobdellida. Здесь в ротовой полости развиваются три челюсти, служащие для пропиливания кожи добычи. Это продольные мускулистые валики, расположенные дорзально и субвентрально. Челюсти (рис. 157) одеты толстой кутикулой, в которой по гребню валика сидит ряд острых зубчиков, совокупностью своей образующих пилу. Во время действия челюсти высовываются через рот и производят на теле добычи характерную трехгранную ранку. У части Arhynchobdellida, а именно у Nephrobdelellidae челюсти рудиментарны и лишены зубчиков. Следующий отдел кишечника — глотка — проще всего устроен у Acanthobdellida, где глотка имеет вид короткой мускулистой трубки с кольцевой складкой у заднего конца. Эту складку Ливанов считает начальной стадией формирования хоботка. У Rhynchobdellida за

ротовой полостью следует длинный тонкостенный канал, называемый *влагалищем хоботка*, а со дна его в его просвет втягивается направленная вперед мускулистая трубка — *хоботок* (рис. 158). Передним отверстием хоботок смотрит во влагалище, задним — переходит в пищевод. Действием особых мышц — протракторов, лежащих вне хоботкового влагалища, хоботок высовывается изо рта, а сокращением двух залегающих в нем ретракторов втягивается обратно во влагалище. Хоботок служит не только для прокалывания кожи добычи, но и для накачивания в кишечник жидкой

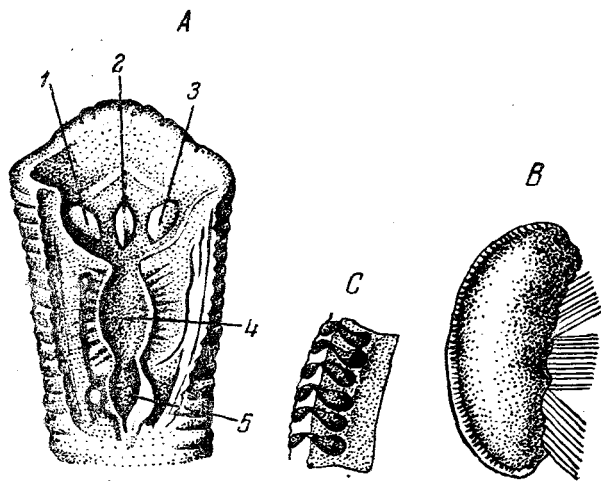


Рис. 157. *Hirudo medicinalis*. А — вскрытый передний отдел кишечника.

1—3 — челюсти; 4 — глотка; 5 — пищевод.

В — боковой вид отдельной челюсти с подходящими к ней мышцами; С — свободный край челюсти с двойным рядом зубчиков при сильном увеличении (по П ф у р т ш е л л е р у).

пищи (крови). Взаимоотношения между ртом, хоботковым влагалищем и хоботком *Rhynchobdellida* в общем таковы же, как между ртом, глоточным карманом и складчатой глоткой у *Turbellaria*. Длина хоботка очень различна. У одних видов (*Crangonobdella*) он очень слаб и заходит своим основанием только в пятый сегмент, у других же (*Ozobranchus*) он простирается до одиннадцатого сегмента. Просвет хоботка трехгранен (рис. 159). За влагалищем хоботка следует тонкий трубчатый пищевод, открывающийся в среднюю кишку. У *Arhynchobdellida* глотка имеет вид простой мускулистой трубки (без хоботка), а пищевод чрезвычайно укорочен и, как самостоятельный раздел кишки, по мнению Л и в а н о в а, даже отсутствует. Ввиду этого Л и в а н о в предлагает даже иное толкование отделов передней кишки. Он считает, что содержащий челюсти отдел ротовой поло-

сти *Arhynchobdellida* отвечает слабо развитой глотке прочих пиявок, а так называемая «глотка» челюстных пиявок — хоботковому отделу и пищеводу *Rhynchobdellida*.

У челюстных пиявок в ротовую полость, а у хоботных в основание хоботка впадают протоки одноклеточных *слюнных желез*, состоящих из очень крупных, иногда громадных клеток. У некоторых *Rhynchobdellida*, например у *Haementeria*, эти клетки собираются в две пары пакетов. У большинства челюстных и некоторых хоботных (*Haementeria*) пиявок секрет желез обладает свойством препятствовать свертыванию крови позвоночных. Благодаря этому кровь в течение значительного времени остается в кишечнике пиявки в свежем состоянии, и пиявки получают возможность принимать пищу через долгие промежутки времени.

Средняя кишка часто имеет очень сложное расчленение, причем для всех ее отделов характерно одно общее свойство — склонность к образованию парных боковых выступов, или карманов. Эта особенность строения сильно увеличивает вместимость кишки. При сильном насаживании кровью соседние карманы так наполняются, что соприкасаются друг с другом стенками и объем кишки увеличивается в несколько раз. У всех *Rhynchobdellida* (рис. 160, А) энтодермальная кишка распадается на три отдела: преджелудок, желудок и собственно кишка. Впрочем *Scriban* (1934) предпочитает делить ее всего на два участка, соединяя первый со вторым. Мы будем придерживаться первого способа деления, ибо в ряде случаев преджелудок хорошо выражен. У *Acanthobdellida* отношения проще: преджелудочный отдел лишен всяких выступов и напоминает среднюю кишку *Oligochaeta*; второй отдел не обособлен от третьего и тоже не обнаруживает ясных боковых карманов. У всех *Rhynchobdellida* преджелудок образует пару боковых выпячиваний, которые у *Branchellion* (рис. 160, А), по *Сукачеву* (1912), имеют сложное складчатое строение, напоминая собой железы.

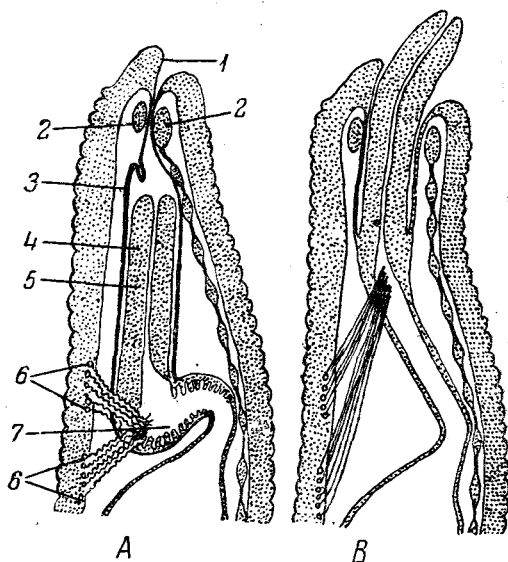


Рис. 158. Сагиттальный разрез через передний конец хоботной пиявки. А — со втянутым, В — с высовывающимся хоботком.

1 — рот; 2 — нервное кольцо; 3 — хоботное влагалище; 4 и 5 — хоботок; 6 — мускулы репраторы хоботка; 7 — место перехода хоботка в кишку.

Желудочный отдел занимает шесть сегментов и образует большей частью шесть пар слепых карманов, особенно развитых у *Glossosiphonidae* (рис. 160, В). Кроме того на своем заднем конце желудок дает назад пару длинных слепых мешков, которые тянутся под задним отделом средней кишки.

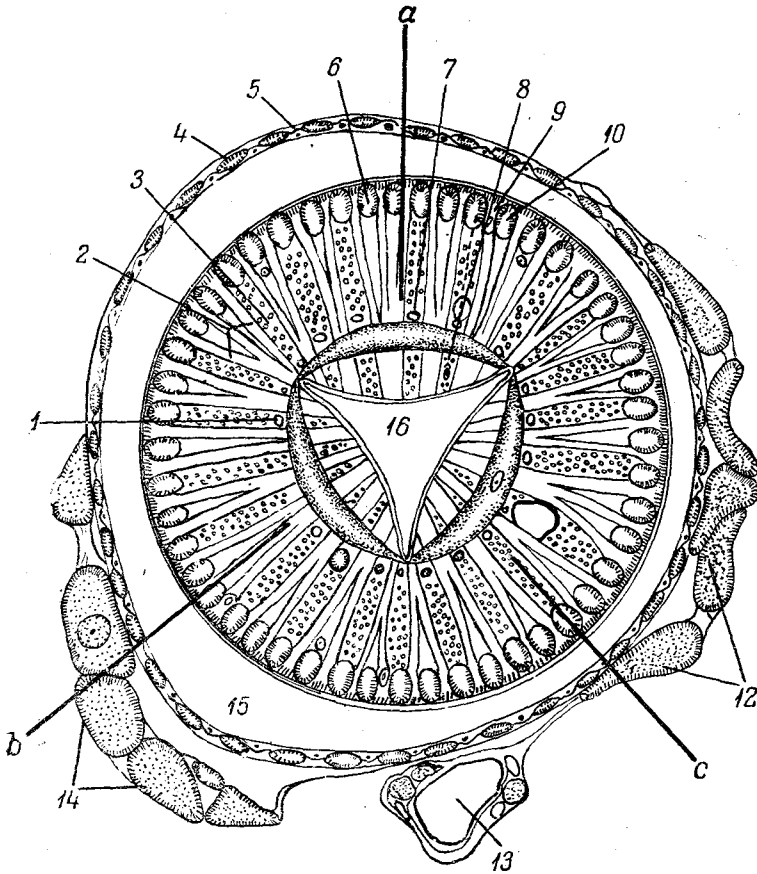


Рис. 159. *Haementeria costata*, поперечный разрез хоботка.

1 — внутренний слой продольных мышц; 2 — радиальная мускулатура; 3 — протоки слюнных желез; 4 — мускулатура хоботного влагалища; 5 — эпителий хоботного влагалища; 6 и 10 — наружный слой продольных мышц; 7 — кольцевая мускулатура; 8 — внутренний кутинкуляризованный эпителий хоботка; 9 — наружный эпителий хоботка; 12 и 14 — ретракторы хоботка; 13 — брюшной кровеносный сосуд; 15 — просвет хоботного влагалища; 16 — просвет хоботка. а, в, с — три продольных сектора хоботка (по Скрибану).

Эти задние мешки или самостоятельны на всем своем протяжении (*Glossosiphonidae*, *Abranchus brunneus*, *Ozobranchus*), или совершенно сливаются в один мешок (*Pontobdella*), или же дают между собой спайки в одном — пяти местах (рис. 161). Весь желудок служит преимущественно для хранения пищи, а не для переваривания ее.

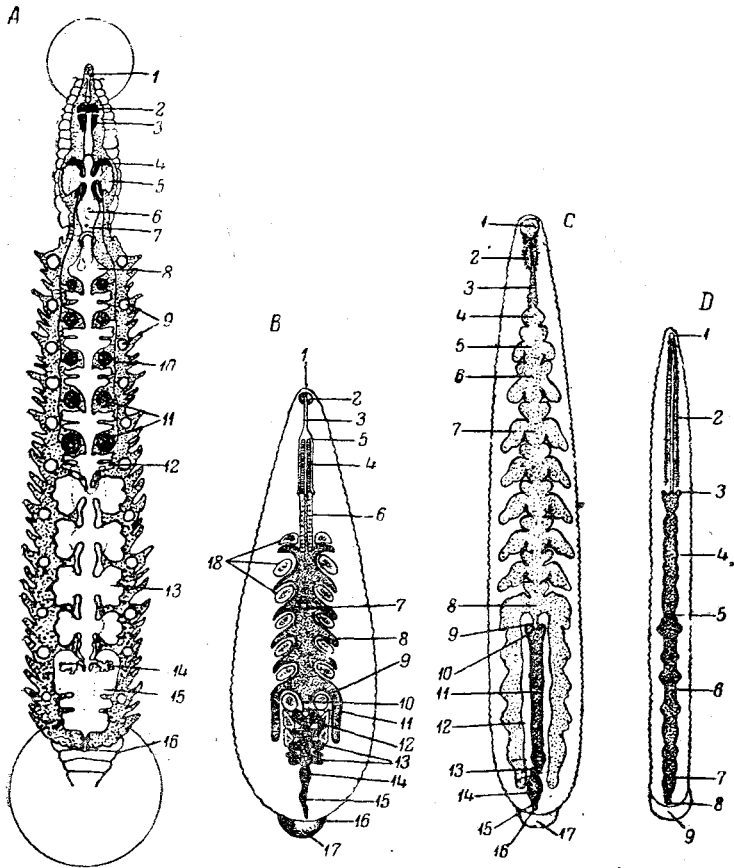


Рис. 160. А — *Branchellion torpedinis*.

1 — рот; 2 и 3 — надглоточный и подглоточный нервные узлы; 4 — придаток семенников; 5 — кармашки преджелудка; 6 — переднее расширение желудка (7); 8 — первая простая камера желудка; 9 — боковые пузырьки; 10 — семяпровод; 11 — семенники; 12 — пять лапчатых камер желудка; 13 — кишка с боковыми карманами; 14 — складчатые органы; 15 — вздутая задняя кишка; 16 — задняя присоска.

В — *Glossosiphonia complanata*.

1 и 2 — рот и ротовая присоска; 3 — влагалище хоботка; 4 — хоботок; 5 — отверстие хоботка; 6 — пищевод; 7 — желудок; 8 — слепые карманы желудка; 9 и 11 — последняя пара желудочных карманов; 10 — конец желудка; 12—13 — кишка с слепыми карманами; 14—15 — задняя кишка; 16 — порошица; 17 — задняя присоска; 18 — семенники.

С — *Hirudo medicinalis*.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — первая камера желудка; 5 — 8 — последующие желудочные камеры; 9 — конец желудка; 10—11 — кишка; 12 — задняя пара желудочных карманов; 13 — изгиб кишечника; 14—15 — задняя кишка; 16 — порошица; 17 — задняя присоска.

Д — *Herpobdella octoculata*.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — сфинктер; 4 — желудок; 5 — сфинктер; 6 — кишка; 7 — задняя кишка; 8 — порошица; 9 — задняя присоска (А — по Сукачеву, В—Д — по Скрибану).

Наконец собственно кишка отграничена от желудка ясным сфинктером. Кишка тоже образует несколько пар выпячиваний, наиболее резко выраженных у *Glossosiphonidae*, *Branchellion*, *Ozobranchus*. У большинства *Ichtyobdellidae* они едва намечены. *Branchellion* характеризуется, по Сукачеву (1912), тем, что кишка дифференцирована гистологически на два подотдела: передний толстостенный с четырьмя, и задний тонкостенный с тремя парами выростов. Кишка служит для энергичного переваривания и всасывания пищи. Опыты Кавалевского показали, что при кормлении *Glossosiphonidae* пищей с примесью кармина стенки дивертикулов, собственно

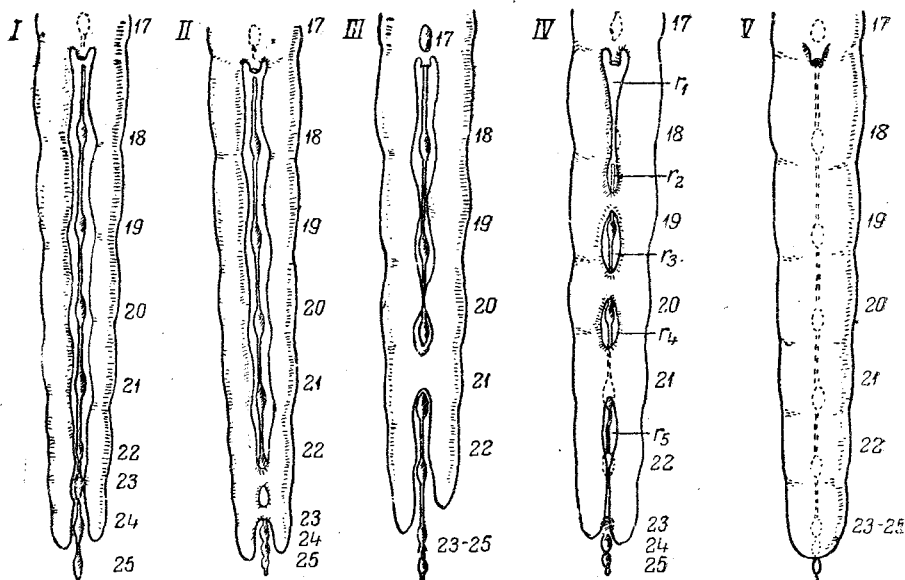


Рис. 161. Взаимоотношения задней пары желудочных карманов у разных пиявок: I — *Glossosiphonidae*; II — *Abranchus microstomus*; III — *Platybdella anarrichae*; IV — *Platybdella anarrichae*, другой вариант; V — *Pontobdella muricata*. Между карманами видна нервная цепочка. Арабские цифры обозначают сегменты тела (по Зеленскому, изменено).

кишки, краснеют, тогда как эпителий желудка не воспринимает кармина. Примешивание к пище лакмуса показало, что содержимое желудка имеет кислую, кишки же — щелочную реакцию. Таким образом главные фазы пищеварения разыгрываются в щелочной среде.

У *Arhynchobdellida* (рис. 160, C и D) желудок состоит из девяти расположенных друг за другом камер и несет восемь пар боковых мешков (передняя камера лишена ясных мешков); камеры разделены друг от друга клапанами. Последняя пара мешков обычно очень длинна, направлена назад и снабжена, в свою очередь, несколькими парными боковыми выпячиваниями. Иногда (*Herpobdella*, рис. 160, D) задние мешки отсутствуют, а в некоторых случаях (*Haemoris*) желу-

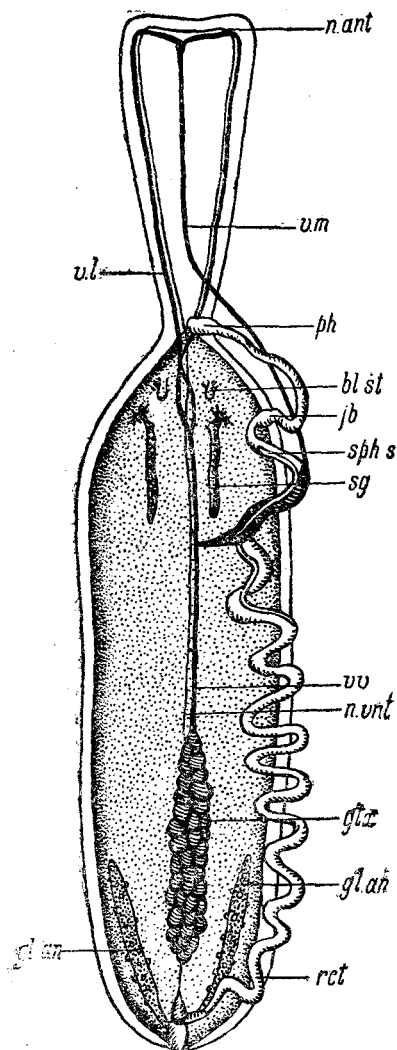
док обладает боковыми мешками лишь у молодых животных; впоследствии все мешки, кроме последней, сильно редуцированной пары, исчезают. Собственно кишка сравнительно коротка и пробегает в виде простой трубки между последней парой желудочных мешков. Эктодермальная задняя кишка очень коротка и нередко образует вздутие, ректальный пузырь. Порошица лежит дорзально, над основанием задней присоски.

Физиология. Приблизительно 75% пиявок кровососущи и ведут паразитический образ жизни, прочие — хищники. Впрочем, нередко (например у *Hirudo medicinalis*) пиявки от хищнического способа питания в молодом возрасте, во взрослом состоянии переходят к сосанию крови. Хищные пиявки питаются мелкими моллюсками, червями, насекомыми. *Haemoris sanguisuga* является настолько хищной, что, будучи поймана на экскурсии и посажена в банку с другими пиявками, немедленно набрасывается на более мелких *Herpobdella* и проглатывает их целиком еще во время экскурсии.

Паразитические пиявки либо постоянно держатся на водных позвоночных животных, особенно на рыбах, либо временно нападают на них для сосания крови (*Hirudo medicinalis*). Немногие из пиявок паразитируют на морских беспозвоночных (*Crangonobdella* на *Sclerogranon*, *Iohanssonia* на *Pantopoda*). Количество всасываемой за один раз крови очень велико. Так, медицинская пиявка может поглотить от 6 до 18 г крови, т. е. в четыре—десять раз больше, чем вес ее тела.

Заглоченная кровь теряет кислород и густеет — содержание в крови сухого остатка повышается с 20 до 27% и более, — но не свертывается месяцами и сохраняет характер свежей крови. Лейкоциты крови еще в течение долгого времени (до 3 суток) остаются живыми и подвижными. Процесс пищеварения исследовали у *Piscicola* и *Haementeria* Keysselitz и Ковалевский. Вспрыскивание в кишечник лакмуса показывает, что желудок имеет кислую, а кишка — щелочную реакцию. Резорбирование пищи происходит, повидимому, почти исключительно в собственно кишке. Всасываются преимущественно сыворотка крови и гемоглобин эритроцитов. Последний, по некоторым косвенным соображениям Keysselitz, служит для образования пигментов в теле пиявки. У кровососущих пиявок дефекация происходит лишь крайне редко, у хищников — значительно чаще.

Общее. Сравнивая пищеварительный канал пиявок с таковым Chaetopoda, от которых Hirudinea происходят, можно заметить, что передняя кишка низших пиявок (*Acanthobdella*) такого же типа, как у Chaetopoda. У других двух отрядов строение ее дивергирует. Оно менее изменено у Arhynchobdellida, где челюсти несколько напоминают челюстной аппарат некоторых Polychaeta, хотя и являются у пиявок новоприобретенцем. Сильнее изменена передняя кишка у Rhynchobdellida, хоботок которых иного строения, чем у Polychaeta. Там хоботок представляет, собственно говоря, стенку пищевода и существует, как хоботок, лишь в выпяченном состоянии. Наоборот, хоботок пиявок образуется как дубликатура стенок пище-

Рис. 162. Анатомия *Echiurus*.

n. ant — нервное кольцо; *v. m* — спинной сосуд; *v. l* — передняя кровеносная кольцевая комиссура; *ph* — глотка; *bl st* — щетинковые мешки; *jb* — кишечник; *sph. s* — кишечный сифон; *sg* — нефридии; *vv* — брюшной сосуд; *n. vnt* — брюшной нервный ствол; *glx* — гонада; *gl. an* — анальные мешки; *rct* — прямая кишка (из Деляжа).

вода и всегда обособлен в виде самостоятельной внутрипищеводной трубки.

Для средней кишки характерна тенденция к увеличению емкости ее путем образования боковых выступов, которые имеются в желудке, а у *Rhynchobdellida* и в собственно кишке. У пиявок образование боковых выростов вызывается, вероятно, двумя действующими в одном и том же направлении факторами: переходом к питанию жидкой пищей (кровью) и общим уплощением тела. Питание жидкой пищей требует большей емкости кишечника, а сильное уплощение тела очень часто (*Fasciola hepatica*, *Aphrodite* и др.) сопровождается разветвлением кишечника.

Класс эхиурид (*Echiurida*)

Пища доставляется ко рту при помощи простого или раздвоенного хоботка, образующего передний отдел тела. Хоботок *Echiurida* не имеет ничего общего с хоботком ранее рассмотренных групп, ибо является передним участком самого тела, а не частью кишечника, как у пиявок и *Chaetopoda*. Хоботок сократим, но не втягивается и не вворачивается внутрь тела. Брюшная сторона хоботка вогнута и покрыта ресничками, которые и гонят пищу к ротовому отверстию. Рот ведет в слабо развитую глотку, за которой следует пищевод, иногда (*Echiurus*), заканчивающийся железистым вздутием. Средняя кишка (рис. 162) столь длинна, что, проходя вдоль тела, она делает многочисленные изгибы. Характерно для средней кишки *Echiurida* присутствие *сифона*, т. е. тонкой

сопровождающей кишку по брюшной стороне трубки, которая начинается тотчас за пищеводом и заканчивается у конца средней кишки, открываясь обоими своими концами в кишечник. Это образование очень напоминает аналогичный орган у *Capitellidae* и у *Echi-*

noidea. По срединной брюшной линии кишечника идет мерцательный желобок, идущий параллельно сифону и заканчивающийся совместно с ним. Задняя кишка коротка и открывается наружу терминальной порошицей. От задней кишки отходят три выпячивания: маленький слепой брюшной отросток и пара боковых анальных мешков (см. органы выделения).

У обладающего резким половым диморфизмом рода *Bonellia* карликовый самец, живущий внутри нефридия самки, отличается отсутствием рта, передней кишки и порошицы, так что упрощенная до степени продолговатого мешка средняя кишка на обоих концах слепо замкнута. Передняя кишка мужских личинок *Bonellia* превращается в половой проток (Baltzer 1925). Питание самцов *Bonellia* совершается, очевидно, осмотическим путем. Сначала мужская личинка садится на хоботок самки *Bonellia* и проводит на нем известный период «паразитической» жизни. В это время молодой самец, по данным Baltzer питается за счет хоботка, а именно, повидимому, за счет эпителия последнего. Далее самец мигрирует внутрь нефридия самки, где и остается на всю жизнь, оплодотворяя попадающие в нефридий яйца.

Класс коловраток (Rotatoria)

Несмотря на ничтожные размеры коловраток, они обладают довольно сложно дифференцированным кишечником. Ротовое отверстие лежит между обоими венчиками коловращательного аппарата, занимая субтерминальное, а именно субвентральное положение. Терминальное положение рта у некоторых коловраток (Collothecasea и др.) следует считать результатом вторичного смещения. У большинства самцов рот отсутствует. Кишечник состоит из ряда отделов, причем каждый, в соответствии с постоянством клеточного состава коловраток, образован небольшим количеством клеток.

За ртом у многих коловраток следует так называемая *глоточная трубка*. Veauclaux (1909) первый отметил, что полное сходство эпителия трубки с покровами головного отдела тела говорит о вторичном происхождении глоточной трубки, которая возникает посредством вторичного впячивания головного эпителия. В таком случае и рот подобных коловраток есть лишь вторичное ротовое отверстие (неостом), тогда как настоящий рот лежит глубже, на месте перехода глоточной трубки в собственно глотку. Глоточная трубка или прямо переходит своим концом в начало глотки, или вдается глубоко в глотку в виде узкого канала.

Глотка — *mastax* (рис. 163, 164, А и В), начинается или прямо за ртом, или между ртом и ею вставляется, как сказано, глоточная трубка. Глотка с ее жевательным аппаратом крайне характерна для коловраток; у самцов она отсутствует. Она представляет собой большей частью цельный мускулистый мешок, по своему происхождению, повидимому, трехлучевого строения (Nachtwey, 1925), хотя большей частью эта лучистость сильно замаскирована. В состав

стенок глотки входят эпителиальные, мышечные и железистые элементы, нередко образующие небольшие плазматические синцитии с несколькими ядрами в каждом. Интересно, что все эти глоточные структуры образованы за счет глоточного эпителия, без всяких привходящих извне мезодермальных элементов. Вся мускулатура глотки в общих чертах складывается из кольцевых и радиальных мышц,

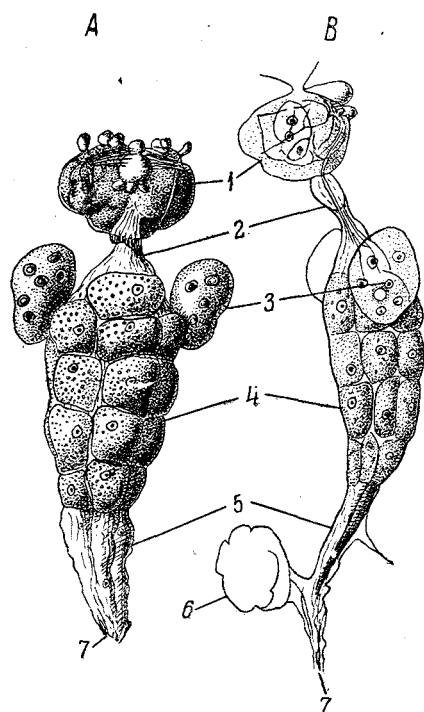


Рис. 163. Пищеварительный канал *Eriphanes (Hydatina) senta*. А — со спины; В — сбоку.

1 — mastax; 2 — пищевод; 3 — желудочные железы; 4 — желудок; 5 — кишка; 6 — мочевой пузырь; 7 — отверстие клоаки (по Бошан).

но в связи с сильным развитием жевательного аппарата обособляются мышцы специального назначения, так что, например, в глотке *Eriphanes senta* Martini (1912) различает 18 отдельных мышц. Мышцы глотки всегда поперечно-полосаты. Просвет глотки выстлан кутикулой — продуктом выделения глоточного эпителия. Однако отдельные участки глотки состоят из мерцательных клеток. Жевательный аппарат (рис. 164) представляет собой в главной своей части местные утолщения глоточной кутикулы; однако некоторые участки аппарата (manubrium, fulcrum) образуются прямо внутри стенок глотки. Аппарат состоит из отдельных хитиновых частей, многие из которых, подобно ротовым органам насекомых, повторяются и могут быть гомологизированы у различных групп Rotatoria. Типично вооружение глотки распадается на дорзальнорасположенные *молоточки* и на вентральную *наковальню*. Наковальня складывается из непарной, продольно вытянутой пластинки, или палочки, fulcrum, и из парных gami, лежащих впереди fulcrum и с ним сочленяющихся.

Молоточки парны и состоят каждый из основной рукоятки (manubrium), на которой сидит разное количество зубцов (uncis). Способ питания и характер пищи влияют изменяющим образом на вооружение глотки, которое вследствие этого может быть нескольких разных типов. При этом исходным типом следует считать наиболее сложный, а не наиболее простой; последний происходит путем упрощения сложного типа. Исходный тип, *маллеатный* (рис. 164, С), отличается наибольшим разнообразием движения его составных частей. В некоторых случаях (*форципатный* и *инкудатный* типы) выступает на первый план хватательная функция gami, в других

(зиргатный и кардатный типы) — глотка становится нагнетательным насосом, так что вооружение глотки служит, главным образом,

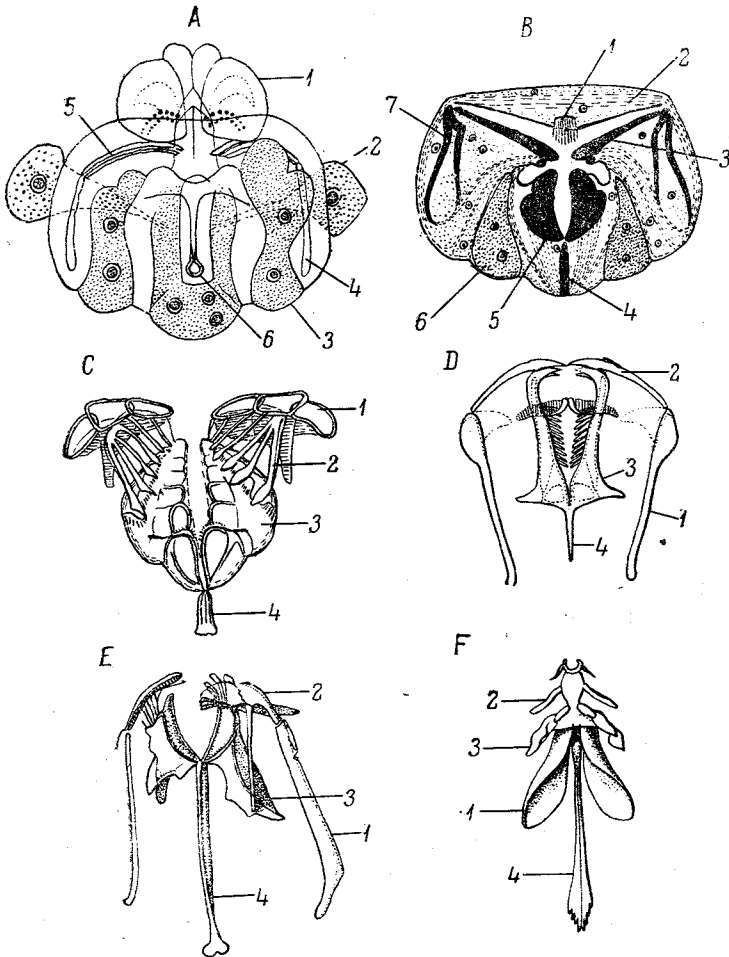


Рис. 164. А — поперечный разрез глотки *Euchlanis deflexa*:
 1 — буккальные железистые клетки; 2 — спинные слюнные железы; 3 —
 брюшные слюнные железы; 4 — manubrium; 5 — uncus; 6 — fulcrum.
 В — разрез глотки *Rotatoria*, схема.
 1 — органы чувств; 2 — задние мускулы аддукторы; 3 — uncus; 4 — fulcrum;
 5 — ramus; 6 — брюшные слюнные железы; 7 — manubrium.
 С — жевательный аппарат *Eriphanes (Hydatina) senta*.
 1 — manubrium; 2 — uncus; 3 — ramus; 4 — fulcrum.
 D — то же у *Dicanophorus thysanus*; E — то же у *Trichocerca bicri-*
stata; F — то же у *Seison annulatus* (А—С и Е и F из Бошан,
 D — из Гарринг и Мейерс).

для подпираания ее стенок. Шестой тип отличается усилением тру-
 щей деятельности зубцов (рамадный тип). Наконец у *Seisonidae*

(фулькратный тип) вооружение служит для прокалывания добычи при помощи *fulcrum*. Различные типы вооружения изображены на прилагаемых рисунках (рис. 164).

Следующий отдел кишечника, *пищевод* (рис. 163), большей частью имеет вид узкой трубки, соединяющей глотку с желудком. Пищевод обыкновенно короток и лишь у *Seisonidae* превышает половину длины всего кишечника. Гистология стенок пищевода сильно варьирует: он то имеет мерцательный эпителий, то частично может быть выстлан кутикулой.

Желудок образует следующий за пищеводом сильно расширенный мешок, состоящий или из ясно разграниченных клеток, или из общего синцития (*Bdelloidea*). Клетки желудка расположены в семь—девять продольных рядов, причем число клеток в каждом ряду тоже невелико, иногда всего три (*Notholca longispina*). Общее число клеток варьирует большей частью между тридцатью и сорока пятью. На стороне, обращенной к просвету желудка, клетки его несут реснички.

Желудок или весьма постепенно, или после резкого перехвата, переходит в кишку. Кишка иногда имеет вид узкой трубки (*Seisonidae*), но чаще пузыреобразно вздувается; стенки ее тонки и чаще всего образованы клеточным синцитием. У *Asplanchna*, *Ascomorpha* и некоторых других кишка вместе с клоакой отсутствуют, так что желудок замыкается слепо. Желудок и кишка одеты тонкой мускульной оболочкой из кольцевых и продольных поперечнополосатых мышц.

Клоака есть впячивание покровов, принимающее в себя мочевые и половые протоки, а также задний конец кишки. Гистологически клоака отличается от кишки большей частью отсутствием ресничек на ее клетках. У *Seison* стенки клоаки ясно кутикуляризованы. Отверстие клоаки помещается дорзально, над основанием ноги.

Железы кишечника (рис. 163). Кишечник *Rotatoria* обильно снабжен железами. Парные железки глоточной трубки имеются только у *Euchlanis deflexa* (Beauchamp, 1909). Зато у коловраток широко распространены слюнные железы глотки. Распространение их, однако, весьма прихотливо, ибо они могут присутствовать или отсутствовать у близких видов одного и того же рода. Большинство коловраток обладает двумя брюшными железами, но есть формы, обладающие четырьмя (*Seisonidae*, *Eulchlanis*), пятью и даже семью (*Eriphanes senta*). Спинные слюнные железы встречаются гораздо реже брюшных. Железы или одноклеточны, или образуют маленькие синцитии с двумя—десятью ядрами. Железы открываются в глотку обычно впереди жевательного аппарата. О функции слюнных желез ничего неизвестно. У разных коловраток они могут обнаруживать различное отношение к витальным окраскам. У громадного большинства коловраток имеются, кроме того, особые желудочные железы, открывающиеся в кишечник на границе пищевода и желудка. Желудочных желез обычно одна пара, но иногда (*Seison nebaliae*) число их достигает десяти. Это — синцитиальные образования округлой или яйцевидной формы, реже сильно вытянутые. Число ядер в каждой железе варьирует от одного до тридцати.

Синцитии происходят путем слияния клеток, самостоятельных в эмбриональном состоянии животного. Отметим, что изредка желудок коловраток (*Birgea*, *Enteroplea*) обладает длинными железистыми выростами, которые по строению очень походят на слюнные железы.

Кишечник самцов лишь в редких случаях (*Proales*, *Seison*) развит полностью, обычно же он более или менее редуцирован, а иногда и вполне отсутствует (*Polyarthra*, *Pedalion* и др.).

Физиология. Громадное большинство коловраток в смысле захвата пищи относится, по терминологии (N a u t a n n, 1924), к *седиментаторам* или «осадителям», подобно *Paramaecium* среди инфузорий. Это — формы, привлекающие пищу создаваемыми в воде токами и захватывающие ее без фильтрации через какие-либо особые органы. Действием коловращательного аппарата впереди животного создаются вихревые токи воды, которая устремляется к переднему полюсу, а затем отклоняется во все стороны, подобно струям фонтана, достигшим предельной высоты. Пища, взвешенная в воде, подхватывается при этом в ротовое отверстие. Многие коловратки не обнаруживают никакого выбора пищи, захватывая какие-угодно частицы (в том числе, например, растертый в воде кармин), не превышающие определенного размера. Этот предел у *Brachionus* лежит между 18—26 μ , у *Pedalion* — ниже. Другие коловратки (*Asplanchna*, *Synchaeta*) не заглатывают при опытах кармина, что заставляет N a u t a n n думать о наличии у них избирательной способности. Можно сомневаться в последней, потому что у названных форм жевательные аппараты устроены по иному, чем у *Brachionus*, и, быть может, вообще не могут работать при лабораторных условиях наблюдения. Очень важную часть пищи коловраток составляют жгутиконосцы, используемые для постановки лабораторных культур Rotatoria, и одноклеточные водоросли. Переваривание добычи зависит от свойств ее оболочки. Плотные оболочки *Trachelomonas*, водорослей *Kirchneriella*, *Ankistrodesmus* не поддаются действию пищеварительных соков, *Cryptomonas* и *Dinobryon* легко перевариваются. Некоторые коловратки питаются и крупной животной добычей. *Asplanchna* поедает, например, других коловраток. Относительно срока пребывания пищевых частиц в кишечнике. Известно, что он может сильно варьировать. От времени захвата до дефекации частицы протекают от 2 до 20 минут. Во всяком случае срок пребывания пищи в кишечнике очень непродолжителен.

Характер переваривания пищи еще плохо изучен. Повидимому имеет место и внеклеточное и внутриклеточное пищеварение. По наблюдениям В e a u s h a n n, если давать коловратке *Epirhanes-senta* евглен, то клетки желудка диффузно окрашиваются хлорофиллом в зеленый, затем в буроватый цвет. Эта окраска концентрируется, и в клетках возникают бурые зернышки, которые затем выбрасываются в желудок. Таким образом вещество зернышек есть видоизмененный хлорофилл, отбрасываемый клетками.

Общее. Кишечник коловраток обнаруживает значительную.

сложность строения, непропорциональную их размерам, и, в особенности, тому незначительному числу клеток, из которых строится как все тело *Rotatoria*, так и их пищеварительный канал. Кишечник обладает сложным жевательным аппаратом и несколькими сортами желез. Следует заметить, что железы эти имеют, однако, весьма простое строение; они или одноклеточны, или образуют синцитий, не имеющих просвета. Не вполне разрешенным остается вопрос о границах переднего, среднего и заднего отделов кишечника у *Rotatoria*. Повидимому энтодермальной средней части кишечника отвечают задний отдел пищевода, желудок и собственно кишка. Следовательно желудочные железы имеют энтодермальное происхождение. Гистологически кишечник *Rotatoria* отличается наклонностью к образованию синцитиев и большой пластичностью клеток кишечного эпителия, которые дают за свой счет не только железы, но и значительную часть мускулатуры пищеварительного тракта.

ПОДТИП: ЧЕРВЕОБРАЗНЫХ (VERMIDEA, или PROSOPYGIA)

Кишечник всех объединяемых под этим названием групп, а именно: *Gephyrei*, *Bryozoa* и *Brachiopoda*, имеет в общем простое устройство и одну характерную черту расположения: он изогнут петлеобразно, так что порошица лежит недалеко от рта на спинной стороне тела.

Класс звездчатых червей (*Gephyrei*)

У *Gephyrei* кишечник (рис. 165) отличается большой длиной. Он вытягивается в соответствии с червеобразно вытянутой формой тела. Передняя кишка начинается терминальным ртом, окруженным венчиком мерцательных щупалец. Передняя кишка имеет вид простой прямой трубки, или пищевода. Пищевод переходит в чрезвычайно длинную среднюю кишку, которая идет вплоть до заднего полюса тела, а затем возвращается назад, все время спирально обвиваясь вокруг особого волокнистого лигамента; лигамент проходит через полость тела, на обоих концах своих прикрепляясь к стенке тела. Граница между передней и средней кишками обозначается глубокой продольной бороздой, которая следует вдоль всей средней кишки, представляя собой до известной степени параллель сифону некоторых кольчатых червей и *Echiurida*. Задний конец этой борозды как бы выдается из кишечника в виде его слепого отростка. Место отхождения отростка отвечает началу задней кишки. М е т а л ь н и к о в (1900) отмечает, что у *Sipunculus* этот отросток чрезвычайно варьирует в размерах: иногда это едва заметный бугорок, в других случаях — слепая трубка, достигающая 5 см длины. Вскрыв 300 экземпляров *Sipunculus*, М е т а л ь н и к о в убедился в том, что слепой вырост достигает наибольших размеров у молодых животных, у взрослых же подвергается дегенерации. Эпителий отростка имеет, повидимому, железистый характер. М е т а л ь н и

К о в полагает, что это образование имеет провизорное значение, и необходимо в молодом возрасте, когда кишечник относительно короток. В виду малой питательности пищи *Gephygei*, короткость кишки молодых червей вызывает необходимость в усиленном выделении пищеварительных соков, для чего и служит отросток; при позднейшем вытягивании кишечника отросток становится излишним. Этот взгляд вряд ли справедлив. Для приписываемой ему пищеварительной функции отросток имеет очень неудобное положение — на заднем конце кишечника. Сильная вариация в размерах и признаки дегенерации указывают скорее на то, что мы имеем перед собой орган, находящийся в состоянии функционального регресса (вроде червеобразного отростка у человека).

Задняя кишка М е т а л ь н и к о в ы м подразделяется на заднюю и прямую. Границу между обоими отделами обозначает место впадения пары небольших, но сильно ветвистых *анальных желез* неизвестного морфологического и физиологического значения. Задняя кишка открывается порошицей в передней четверти тела.

Пища *Sipunculus* состоит из громадных количеств песка, который он забирает в кишку для извлечения имеющихся в песке органических остатков. В одной особи *Sipunculus* может находиться до 7 см³ песка, т. е. количество, равное по весу половине веса тела.

Класс мшанок (Bryozoa)

У мшанок (рис. 166, C) кишечник устроен проще, чем у всех прочих *Vermidea*. Нисходящее колено кишечника начинается ртом, лежащим в центре переднего полюса тела и окруженным венчиком мерцательных щупалец. Сам кишечник может быть разграничен на переднюю, среднюю и заднюю кишку, но этим отделам следует придавать несколько иное значение, чем у всех прочих животных. В самом деле, у мшанок весь кишечник при почковании проис-

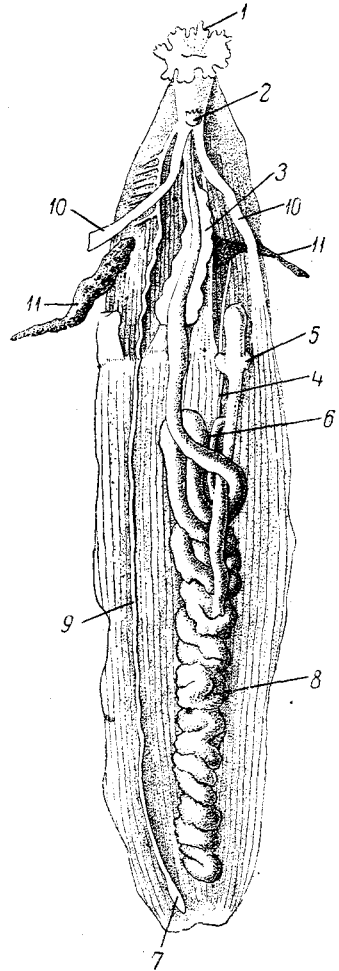


Рис. 165. Анатомия *Sipunculus nudus*.

1 — щупальца; 2 — надглоточный ганглий; 3 — части переднего целома; 4 — мускулы, поддерживающий спирально закрученную кишку; 5 — анальные железы; 6 — дивертикул кишки; 7 — заднее утолщение брюшного нервного ствола; 8 — кишечник; 9 — брюшной нервный ствол; 10 — ретракторы переднего конца тела (частью перерезаны); 11 — нефридии (по Метальникову).

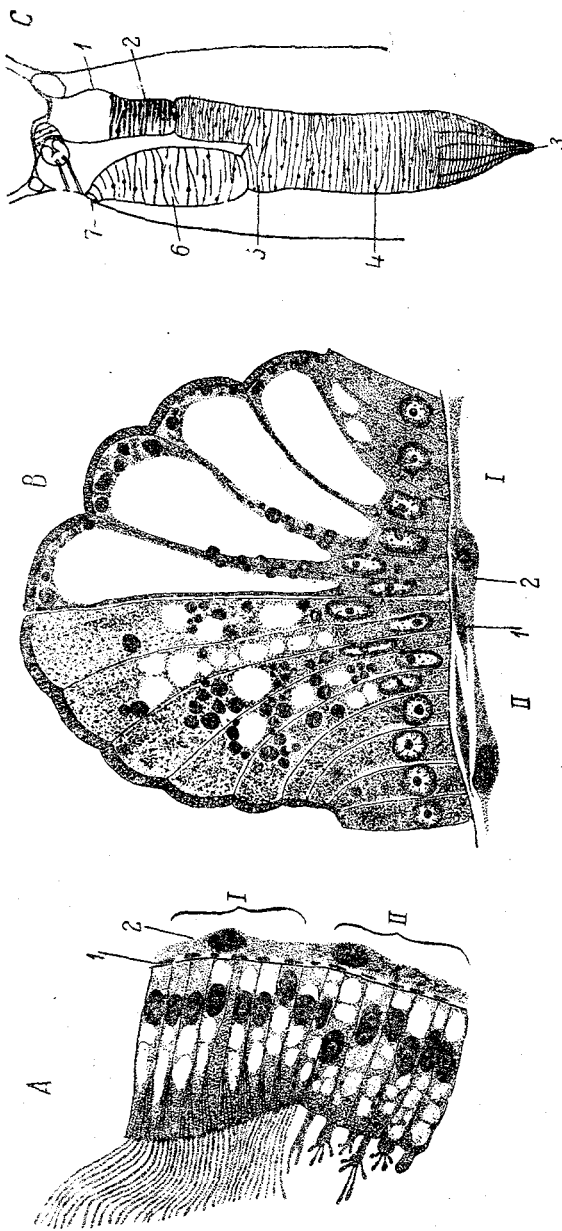


Рис. 166. *Lophopus crystallinus*. А — продольный разрез через глотку и пищевода. I — глотка; II — пищевод.

1 — кольцевые мышцы; 2 — перитонеальный эпителий.

В — поперечный разрез через стенку желудка.

1 — особь более старая, чем II; обозначения те же.

С — пищеварительный канал.

1 — глотка; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — пилорический отдел желудка; 6 — вадия кишка; 7 — порошица (по Маркусу).

ходит путем впячивания эктодермы, т. е. из одного зародышевого листка. Таким образом отпадает самый надежный эмбриологический критерий различения главных отделов кишечника.

Передней кишкой Marcus (1934) называет всю часть кишечника, расположенную до входа в желудок. Передняя кишка, в свою очередь, имеет несколько подразделений (рис. 166, А, С). У *Lophopus*, по Marcus, за ртом следует короткая мерцательная и немускулистая глотка. Клетки составляющего продолжение глотки пищевода снабжены чрезвычайно оригинальными псевдоподиеобразными отростками. У морских мшанок (*Cyclostomata*) строение пищевода усложняется тем, что он состоит из двух частей, отличающихся друг от друга формой клеток; так, у *Zoobothryon*, по Ries (1936), начальная часть пищевода состоит из крупных, высоких клеток, а конечная — из низких, неправильных элементов. Клетки пищевода вакуолизированы и выстланы тонкой кутикулой.

Средняя кишка образована желудком с его кардиальным отделом, слепым мешком и пилорическим отделом. Эпителий желудка состоит из двух сортов клеток: ацидофильных Borg (1926) и базофильных. Более высокие ацидофильные клетки образуют на стенках желудка валики и перекладины; в этих клетках имеются вакуоли и зерна секрета (рис. 166, В). Сначала в желудке молодых особей имеются только базофильные клетки, часть которых позднее превращается в ацидофильные. Эпителий желудка у *Lophopus* имеет повсюду более или менее одинаковое строение. Граница между желудком и передней и задней кишками отмечена двумя сфинктерами, регулирующими прохождение пищи через желудок. Кардиальный отдел желудка значительно длиннее пилорического. У морских мшанок (*Zoobothryon*) между кардиальным отделом и слепым мешком вклинивается так называемый жевательный желудок, получившийся путем особой дифференцировки задней части кардиального отдела. Здесь клетки обладают особенно толстой и твердой кутикулой, образующей острые зубцы. Клетки пилорического отдела у *Zoobothryon* обладают ресничками. *Задняя кишка* имеет вид простой узкой трубки с довольно плоским эпителием. Она тянется вдоль спинной стороны к переднему концу тела и там открывается наружу порошицей, лежащей непосредственно позади венчика щупалец (рис. 166, С).

Как видно, кишечник у морских мшанок обладает значительно более сложным строением, чем у пресноводных. Эта черта сказывается и на субэпителиальной мускулатуре кишечника, которая у пресноводных *Phylactolaemata* состоит только из кольцевых мышц, тогда как у морских *Gymnolaemata* имеются и продольные.

В полиморфных колониях *Gymnolaemata* кишечник подвергается полной редукции у тех особей колонии, которые превратились в авикулярии и вибракеры.

Физиология пищеварения была подробно исследована Ries у *Zoobothryon* (рис. 167). Резорбирующей частью кишечника является желудок кроме его жевательного участка, который принимает во всасывании пищи лишь слабое участие. Переваривание белков происходит внеклеточно, в просвете кишки, а восприятие их совершается во всех резорбирующих частях кишечника. Крахмал

переваривается лишь крайне медленно (24—30 часов) и внеклеточным способом. Резорбируемые углеводы сначала скопляются в стенках средней кишки в виде гликогена, но часов через 40 после кормления кишка освобождается от гликогена, который распределяется по всем тканям животного, а также уходит через клетки подвешивающего желудок канатика в ствол колонии; повидимому гликоген играет важную роль в росте ствола и в образовании почек. Жиры всегда фагоцитируются и перерабатываются только внутриклеточно. Вос-

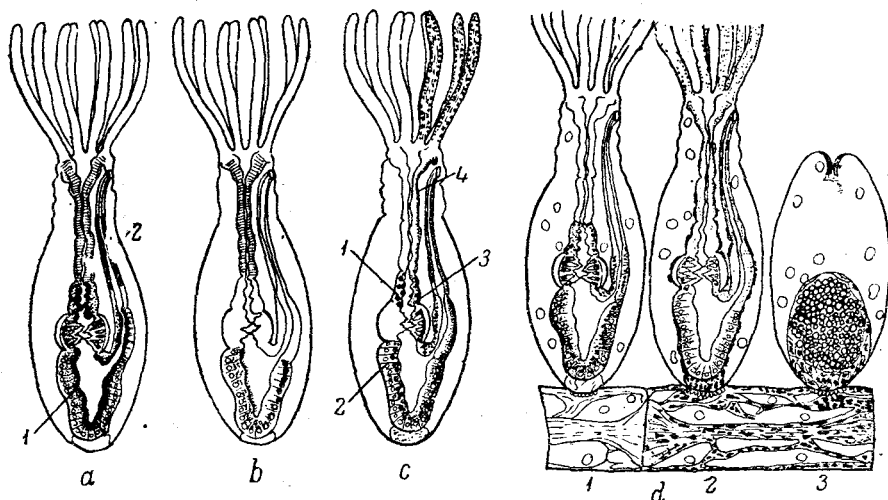


Рис. 167. Схемы, иллюстрирующие обмен запасных питательных веществ у *Zoobothryon pellidum* (Bryozoa Gymnolaemata).

a — резорбирующие участки кишки пунктированы, экскреторные — заштрихованы. 1 — желудок; 2 — задняя кишка; *b* — фагоцитоз непереваримых частиц (уголь, кармин) эпителием слепого выроста желудка; *c* — результаты скормливания жира в 4 этапах. 1 — фагоцитоз жира в первом резорбирующем участке кишки (через 1—3 ч.); 2 — то же в эпителии слепого выроста (через 2—5 ч.); 3 — фагоцитированный жир делится в кишечных клетках на мелкие капельки, а также появляется в стенках жевательного желудка; 4 — распределение резорбированного жира во всем теле и в щупальцах (через 15 ч.); *d* — гликогеновый обмен при кормлении картофельным крахмалом. 1 — крупные глыбки гликогена появляются во всех резорбирующих отделах; 2 — распределение резорбированного гликогена из дегенерирующей особи в ствол колонии и распределение его в эпителии и мезенхиме ствола и в щупальцах; 3 — отмирающая особь (по Р и с у).

принятые клетками желудка жировые капельки часов через 5—15 распадаются на мелкие зернышки, а часов через 20 жир распределяется и накапливается в различных тканях животного.

Непереваримые вещества (тушь, кармин) фагоцитируются эпителием слепого мешка желудка и затем собираются в них в экскреторные глыбки. Эти глыбки сохраняются в клетках до отмирания особи, когда они попадают в остающееся после особи «бурое тело». Таким образом клетки слепого мешка, кроме резорбирующей, имеют и экскреторную функцию, действуя как «почки накопления» («Spreichernieren»). Задней кишке *Ries* приписывает экскреторную роль. *Macis*, на основании сильного уменьшения пищевых комков в объеме при попадании их в заднюю кишку, заключает, что в зад-

ней кишке происходит отнятие воды от пищи, а также, вероятно, и резорбирование жидких питательных веществ. Однако опыты R i e s говорят против резорбирующей роли задней кишки.

Пищей мшанок служат различные мелкие организмы (одноклеточные водоросли, простейшие, коловратки), а также взвешенный в воде органический детрит.

Класс плеченогих (Brachiopoda)

Кишечник Brachiopoda в общем устроен просто, но отличается сильным развитием пищеварительных желез. Рот, снабженный не-

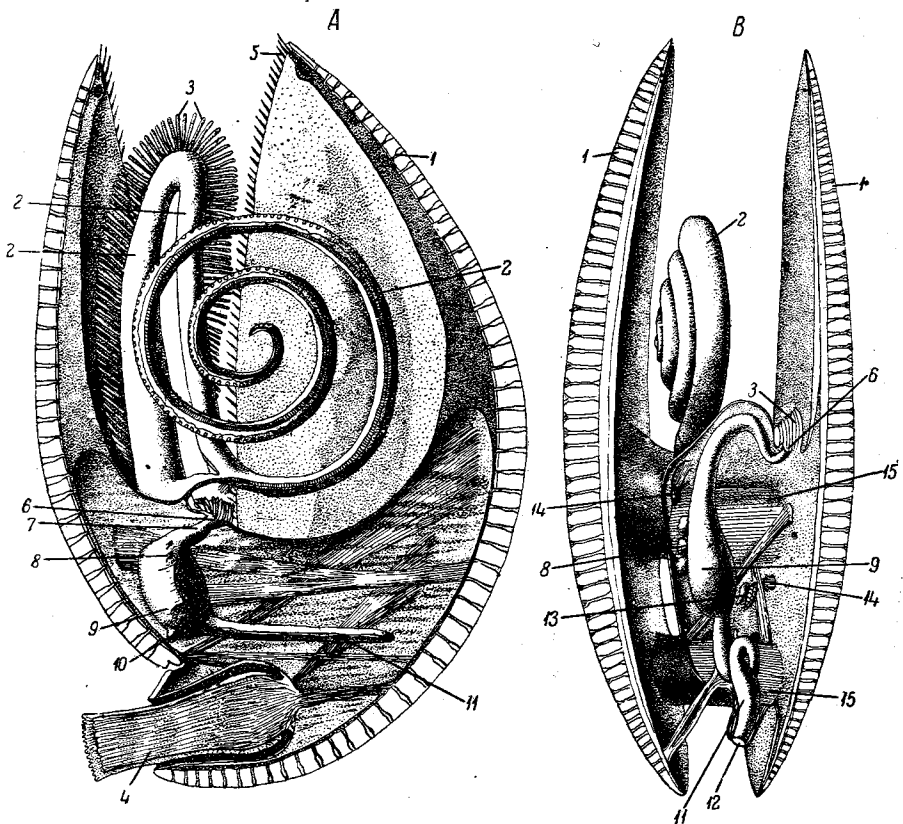


Рис. 168. А — схематический сагиттальный разрез Brachiopoda Testicardines (*Rhynchonella*); В — такой же разрез Ecardines (*Lingula*).

1 — раковина; 2 — руки; 3 — околоротовые щупальца; 4 — стебелек; 5 — щетинки по краю раковины; 6 — рот; 7 — пищевод; 8 — протоки печени; 9 — желудок; 10 — сердце; 11 — средняя кишка; 12 — порошица; 13 — нефридий; 14 — гонада; 15 — мускулы-замыкатели (из Деляжа).

большой спинной губой, или эпистомом, лежит на свободной передней (верхней) поверхности тела. Он окружен мерцательными щупальцами,

большинство которых находится на двух латеральных, спирально закрученных выростах — руках. Ecardines (рис. 168, В) обладают полным кишечником, состоящим из трех частей. Передняя кишка образована только довольно длинным, трубчатым пищеводом, так как мускулистая глотка у всех Vermidea отсутствует (так называемая «глотка» Вруозоа по своему строению совершенно не соответствует глотке прочих червей). Пищевод впадает в объемистый желудок, а желудок продолжается в кишку. Последняя делает небольшой загиб и открывается на заднем, нижнем полюсе тела при помощи короткой, мешковидно-вздутой задней кишки и порошицы. У Testicardines, составляющих большинство Brachiopoda, произошла утрата задней кишки и заднепроходного отверстия (рис. 168, А). Эпителий кишечника на всем его протяжении мерцателен.

Железы. Весьма интересной чертой строения кишечника Brachiopoda следует считать наличие мощных пищеварительных желез, впадающих в желудок и называемых печенью. В отношении желез плеченогие несомненно устроены сложнее прочих Vermidea: печень образует пару крупных желез адиозного типа, лежащих по бокам желудка, с которым каждая железа сообщается парой протоков; эпителий каждой маленькой дольки печени образует радиальные складки; эпителий состоит частью из мерцательных, частью из железистых клеток.

Общее о червях

В пределах типа червей пищеварительный канал испытывает в своем строении ряд существенных сдвигов. Во-первых, в данном типе находит свое завершение радиальный (двучленный, состоящий из передней и средней кишок) тип кишечника, встречающийся только в подтипе плоских червей. Во-вторых, у данного типа, начиная с Nemertodes, появляются органы размельчения пищи (зубы, челюсти), а начиная с Nemertini — задняя кишка с заднепроходным отверстием. Таким образом улучшаются захват и предварительная обработка пищи и регулируется выведение наружу непереваримых остатков; наконец среди червей впервые появляются слюнные железы и прodelьывают ряд этапов развития от рассеянных одиночных железистых клеток до степени мешковидных многоклеточных образований. Кишечник в громадном большинстве случаев имеет еще простой характер прямой трубки. В пределах типа, но лишь у очень небольшого числа его представителей (у Brachiopoda), возникают и притом в довольно сложном виде пищеварительные железы средней кишки, или так называемая печень. Интересно, что печень показывается среди Vermidea, т. е. у группы животных, которую многие ставят наперутье между червями и более высокоорганизованными типами животного царства.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (Mollusca)

Моллюски — очень резко очерченный тип животных с хорошо изученной сравнительной анатомией. Это обстоятельство позволяет

нам провести описание пищеварительной системы параллельно и одновременно для всех классов моллюсков.

В более примитивных случаях рот и порошица занимают терминальное положение на концах тела. Однако рот иногда становится субтерминальным (*Amphineura*), а порошица очень часто испытывает сильное смещение кпереди (*Gastropoda*, *Scaphopoda*, *Cephalopoda*).

Рот, хобот и глотка. Ротовое отверстие в большинстве случаев лежит прямо на поверхности головы и окружено мясистыми

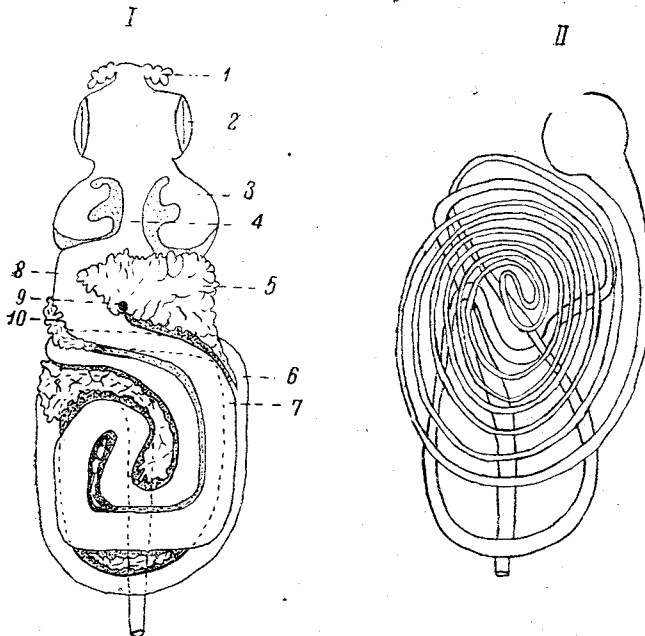


Рис. 169. Пищеварительный канал Пласорфог. I — кишечник *Nuttallochiton hyadesi* в его естественном положении; II — ход кишечника у *Acanthopleura brevispinosa*.

1 — слюнные железы; 2 — дивертикулы глотки; 3 — сахарные железы; 4 — пищевод; 5 — правая доля печени; 6—7 — изгибы кишечника; 8 — желудок; 9 — отверстие печеночного протока; 10 — левая доля печени (по П л а т е).

губами. Однако у части *Gastropoda* передний конец головы вытягивается и образует морду (*Pterotrachea* и другие *Heteropoda*). Наконец у многих *Prosobranchia* дело доходит до образования втяжного хоботка. Образование его можно представить себе так. Морда животного вытягивается до степени длинной тонкой трубки со ртом на конце. Это и есть хоботок в его высунутом наружу состоянии. Однако в состоянии покоя концевой отдел хоботка втянут в основной, причем по способу втягивания Л а н г отличает два типа хоботков. *Акремболическим* хоботком называется такой, у которого концевой отдел вворачивается, начиная с самых краев рта, т. е.

от самой передней своей точки. Таким образом рот помещается на самом заднем конце ввороченной части хоботка. У *плеврэмболического* хоботка место прикрепления мускулов ретракторов хоботка находится значительно кзади от рта. Вследствие этого при вворачивании хоботка концевой отдел просто втягивается внутрь основного, и рот лежит на переднем конце втянутой части хоботка. Принципиального различия между обоим рода хоботками нет, ибо все зависит от места прикрепления ретракторов хоботка. При терминальном, околоротовом, прикреплении их получается акрэмболи-

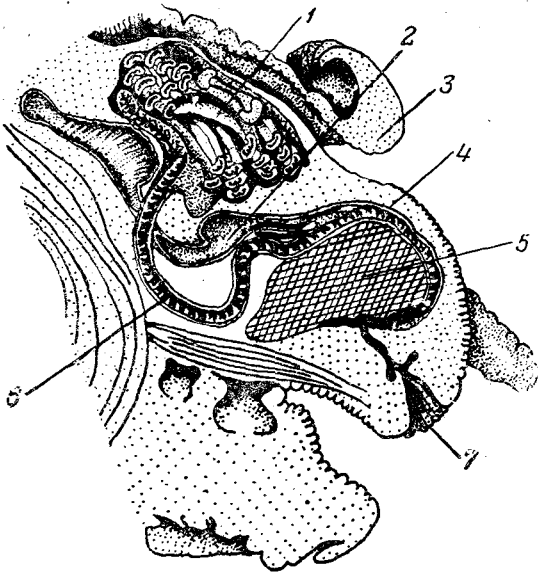


Рис. 170. *Littorina littorea*, сагиттальный разрез через голову и переднюю часть ноги, полусхематично.

1 и 6 — закрученная петлеобразно радула; 2 — влага-
лище радулы; 3 — край мантии; 4 — глотка; 5 — субра-
дулярный хрящ; 7 — рот (по А. Келю).

и носит особое название *ринхостома*. Выпячивание хоботка происходит, главным образом, благодаря напору жидкости из лакунарных пространств тела, а также благодаря сокращению кольцевых мышц, в изобилии имеющих в стенках хоботка. Присутствие развитого хоботка, в особенности *плеврэмболического*, обычно характеризует хищников. Интересные особенности в строении хоботка имеются у *Terebridae* и *Conidae* среди *Prosobranchia*. Здесь стенки головы (вместе со связанным с ней хоботным влагающим) вытягиваются в более или менее длинную трубку (*rostrum*), внутри которой и лежит хоботок. Кроме того у прочих *Prosobranchia* глотка лежит тотчас же за ротовым отверстием, у названных же семейств она отодвинута к самому основанию хоботка, вследствие чего полу-

ческий тип, при более заднем месте прикрепления — *плеврэмболический*. Собственно хоботком называется ввороченная часть образования, тогда как основная часть получает наименование влагалица хоботка. Полость, находящаяся между внутренней стенкой влагалица и собственно хоботком, есть так называемый *ринхосеум*. Длина ввороченного хоботка может быть чрезвычайно различна: у *Nassa*, *Dolium* и др. она может превышать длину всего тела. Отверстие, лежащее на конце покоящегося ввороченного хоботка, как видно, отнюдь не соответствует рту, спрятанному внутри хоботка, а потому

чается вставленный между глоткой и ртом предглоточный отдел хоботка. Наконеч хоботок Terebridae и Conidae несет особый колющий аппарат (см. далее).

Глотка (рис. 170). Рот ведет в мускулистое расширение пищеварительного канала — глотку. У некоторых форм между ртом и глоткой вставляется тонкостенная ротовая полость. У Lamellibranchia глотка отсутствует (рис. 177).

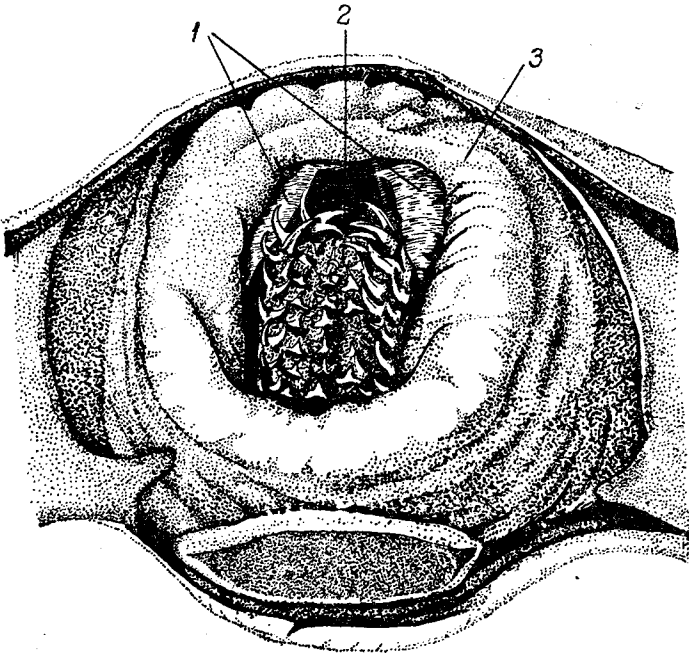


Рис. 171. *Natica millepunctata*, хоботок (3) в момент высовывания радулы, вид спереди. Хоботок сверху прикрыт мантией, снизу налегает на передний участок ноги (проподиум); оба щупальца сильно смещены вниз и имеют вид коротких треугольных выростов, в ротовом отверстии видны радула (2) и по бокам ее две раздвинутые для укуса челюсти (1) (по Анкелю).

В глотке находятся аппараты для размельчения пищи и, кроме того, в нее открываются слюнные железы. Для размельчения пищи служат *челюсти* и *радула* (рис. 170, 171). Челюсти (mandibulae) имеются только у Gastropoda и Cephalopoda. Они представляют собой роговые утолщения на стенке переднего края глотки. Количество и расположение челюстей варьируют. У большинства Prosobranchia и Oristhobranchia имеются две боковые челюсти (рис. 171), часто зазубренные по своему переднему краю. Иногда, как например у Patellidae и у всех Pulmonata, обе челюсти сливаются на спине, образуя одну спинную челюсть. К этой челюсти у Basommatophora

(например *Limnaea*) прибавляются две дополнительные челюстные пластинки помельче. У *Umbrella* имеется почти замкнутое челюстное кольцо. Можно думать, что основным типом было хитиновое колечко,

окаймляющее глотку наподобие хитинового кольца вокруг пищевода у некоторых Polychaeta. Иногда (*Pleurobranchus* и др.) поверхность челюстей изящно скульптурирована в виде мельчайших зубчиков, так что челюсть получает характер напильника. У некоторых Opisthobranchia, например, у *Aphysia*, кроме двух боковых челюстей на спинной стороне глотки имеется большое число мелких зубчиков. Быть может изменением такой глотки является глотка части Pteropoda с «крючечными кармашками» («Hakensäcke»), которые открываются в глотку со спины, впереди глотки. Эти мешки усажены внутри длинными зубцами, и при выворачивании хоботка сами выворачиваются как пальцы перчатки.

У довольно многих Gastropoda челюсти отсутствуют, например у Heteropoda, у некоторых Tectibranchia и Nudibranchia. Интересно, что это наблюдается и у некоторых хищников (Toxoglossa, все наземные хищные Pulmonata, как например *Testacella*). Scaphopoda имеют небольшую спинную челюсть.

У Cephalopoda (рис. 174) челюсти отличаются мощным развитием, оттесняя радулу на второй план. У них имеются две массивные роговые челюсти, образующие так называемый «клюв попугая». В отличие от птичьего клюва, нижняя, брюшная челюсть Cephalopoda заходит за верхнюю. Иногда (*Nautilus*) в челюстях Cephalopoda может откладываться углекислая известь. У некоторых из наиболее крупных современных Cephalopoda длина челюстей достигает 10 см.

Строение челюстей служит не только в качестве родового, но и видового признака: так, челюсти *Helix pomatia*, *H. nemoralis* и *H. aspersa* легко отличимы друг от друга. Радула, или *терка* (рис. 170, 171, 175), помещается на поверхности мускулистого валика, или языка, лежащего на нижней стенке глотки. Позади языка радула погружается в особый слепой мешок, влагалище радулы, который может достигать значительной длины. У *Littorina* он равен 5 см, т. е. вдвое длиннее, чем сама раковина животного. В таком случае радула скручивается внутри тела в несколько петель, как смотанный канат. Так же длинна радула у Docoglossa, причем Simroth объясняет это конвергенцией вследствие одинакового способа питания. Docoglossa,

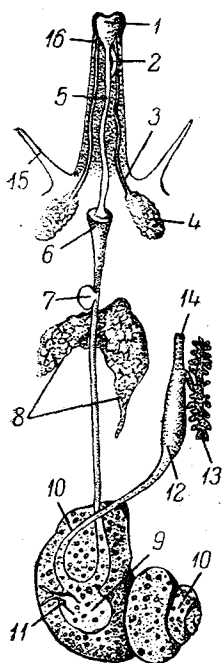


Рис. 172. *Murex trunculus*, пищеварительный тракт.

1 — глотка; 2 — влагалище радулы; 3 — проток правой слюнной железы (4); 5 — пищевод; 6 — зоб; 7 — слепой вырост пищевода; 8 — лейбеймовская железа; 9 — желудок; 10 — печень; 11 — сообщение печени с желудком; 12 — задняя кишка; 13 — анальная железа; 14 — порошица; 15 — щупальце; 16 — контур хоботка (из Анкеля).

длинна радула у Docoglossa, причем Simroth объясняет это конвергенцией вследствие одинакового способа питания. Docoglossa,

подобно *Littorina*, живут в полосе прибой, соскребая радулой твердую растительную корку с прибрежных камней; вследствие этого радула их быстро стирается и требует замены функционирующих зубцов новыми: отсюда необходимость в чрезвычайно длинной терке.

Сама радула состоит из хитиновой базальной пленки, на которой расположены многочисленными поперечными и продольными рядами хитиновые зубцы. Иногда (*Conidae*) основная пластинка отсутствует, и тогда отдельные зубцы не связаны друг с другом. Количество, форма и расположение зубцов имеют громадное значение в систематике моллюсков, особенно *Gastropoda*. Зубцы расположены на терке многочислен-

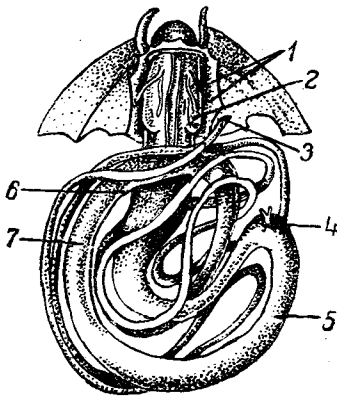


Рис. 173. Пищеварительный тракт *Patella*.

1 — проток слюнной железы; 2 — глотка; 3 — порошица; 4 — впадение протока печени (которая удалена) в желудок; 5 — желудок; 6 и 7 — изгибы средней кишки (из Анкеля).

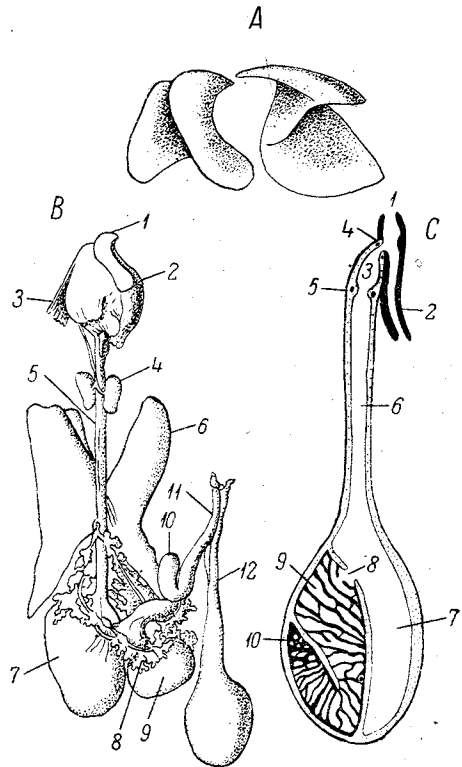


Рис. 174. Пищеварительная система *Cephalopoda*. А — челюсти *Cephalopoda*, образующие «клюв попугая»; В — пищеварительный канал *Sepia*.

1 — челюсти; 2 — глотка; 3 — мышцы глотки; 4 — слюнные железы с их выдающим в глотку протоком; 5 — пищевод; 6 — печень; 7 — желудок; 8 — поджелудочная железа; 9 — слепой вырост желудка; 10 — средняя кишка; 11 — задняя кишка; 12 — чернильный мешок.

С — продольный разрез чернильного мешка *Cephalopoda*.

1 — порошица; 2 — задняя кишка; 3 — ампула выводного канала (6) мешка; 4 и 5 — сфинктеры ампулы; 7 — резервуар мешка; 8 — впадение чернильной железы в резервуар; 9 и 10 — части железы, выделяющие пигмент (из Ланга).

ными (иногда до 500) поперечными рядами, причем каждый ряд состоит из определенного числа разной формы зубцов (рис. 175). Середину ряда занимает у форм с наиболее дифференцирован-

ной радулой центральный или рахиальный зубец. По бокам от него симметрично сидят по одному или больше латеральных зубцов, а еще дальше — по одному или больше маргинальных зубцов, которые обыкновенно длиннее прочих. Для удобного обозначения состава радулы введены особые зубные формулы, напоминающие зубные формулы млекопитающих. Они пишутся так, что середина формулы занята цифрой, обозначающей срединный зубец ряда, а в обе стороны от него помещаются цифры для обозначения числа латеральных и маргинальных зубцов ряда. Так, например, формула 2. 1. 1. 1. 2

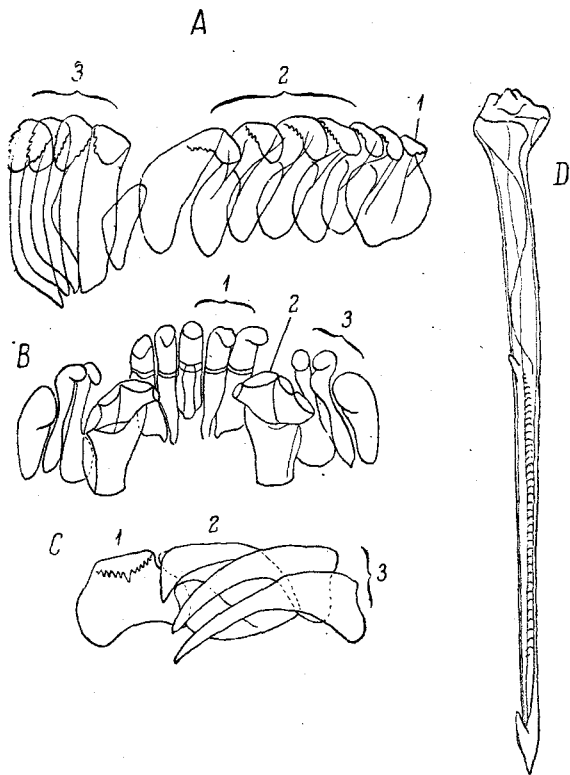
показывает, что в поперечном ряду радулы имеется один срединный, а по бокам от него по одному латеральному и по два маргинальных зубца. Иногда формулу дополняют указанием общего числа поперечных рядов, которое пишется под вышеуказанным рядом цифр, в знаменателе получающейся дроби:

$$\frac{2.1.1.1.2}{34}$$

Рис. 175. Радулы различных Prosobranchia. А — левая половина ряда зубов радулы *Margarites*; В — поперечный ряд зубов радулы *Patella pica*; С — правая половина ряда зубцов *Trichotropis antarctica*; D — полный ядовитый зубец из радулы *Conus nicobaricus*.

1 — центральные зубцы; 2 — латеральные зубцы; 3 — маргинальные зубцы (из Кюкенталя).

отличаются друг от друга по форме. В общем наиболее сложную дифференцировку зубов имеет радула Prosobranchia (рис. 175), тогда как в терке Pulmonata и Opisthobranchia все зубцы, лежащие по обе стороны от срединных, более или менее одинаковы и обозначаются как латеральные. Сплошь и рядом отдельные элементы радулы могут редуцироваться. Так, срединные зубцы большей частью налицо, но у некоторых Opisthobranchia (например *Janthina*) и у *Toxoglossa*



они отсутствуют. У *Janthina* радула разделена вследствие этого пустой полосой на две половины ($\sim \cdot 0 \cdot \sim$). У *Toxoglossa* пропадают, кроме того, и латеральные зубы, свойственные прочим Prosobranchia, так что остаются только маргинальные зубцы, и терка (у *Conus*) принимают вид: $1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 1$. Напротив, у некоторых Opisthobranchia (Aeolididae) сохраняется только один ряд медианных зубцов ($0 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 0 \cdot 0$). У Prosobranchia и Opisthobranchia число латеральных и маргинальных зубцов на каждой стороне радулы может достигать 12—110, у Pulmonata — 70 и более. Полная редукция радулы наблюдается редко, преимущественно у паразитических форм — Eulimidae, Puzosidellidae. Интересен род *Harpa*, у которого радула имеется в молодости, но позже исчезает. Среди Amphineura у Placophora радула полная и состоит из трех родов зубцов; у Aplacophora остается лишь один медианный ряд зубцов (*Proneomenia*) или же всего один зубец (*Chaetoderma*), или терки совсем нет.

У Scaphopoda радула содержит все три сорта зубцов, но является узкой: $1 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1$.

Радула Cephalopoda всегда очень слабо развита по сравнению с размерами животного и с величиной челюстей. Она не представляет интересных особенностей и обладает большей частью всеми тремя сортами зубцов. У некоторых сильно специализированных Ostopoda (*Cirroteuthis*) радула атрофируется. Форма зубцов чрезвычайно разнообразна в зависимости от характера питания. Так, у хищников зубцы радулы сильно заострены, у растительноядных они часто имеют вид притупленных бугорков или пластинок. Иногда зубец (особенно часто это бывает с латеральными зубцами) вытягивается в длинную поперечную пластинку с многочисленными зазубринами по свободному краю. Особенно своеобразны зубцы ядовитых *Conus* (рис. 175, D) и *Terebra*. Они дают картину удивительного параллелизма с зубами ядовитых змей: они являются полыми вследствие заворачивания краев зубца, причем получающийся продольный канал служит для стекания яда, выделяемого в глотку особой ядовитой железой. На своем конце зубцы снабжены несколькими обращенными к основанию зубца крючками, вследствие чего зубец получает вид длинного гарпуна. Сильное уменьшение числа зубцов в радуле у ядовитых Conidae также заставляет вспомнить о ядовитых змеях, у которых число зубов на верхних челюстях уменьшается до двух.

Общее количество зубцов в радуле широко варьирует. У некоторых Aplacophora — 1 зубец, у *Aeolis* — 16, у *Patella* — 1920, у *Limnaea stagnalis* — 8343, у *Limax maximus* — 26 800, у *Helix giesbrechti* — 40 000, а у *Umbrella* (Opisthobranchia) — 750 000.

Интересен способ образования радулы. Она закладывается всегда на дне влаگاهیща радулы, за счет нескольких рядов особых крупных клеток — одонтобластов, расположенных поперек дна влаگاهیща. Передний из этих рядов состоит из особенно крупных клеток и выделяет только основную пленку радулы. Прочими рядами выделяются сами зубцы радулы. При этом каждому из зубцов поперечного ряда радулы (Wille, 1915, у *Stenogyra decollata*) отвечает особая

группа определенным образом расположенных одонтобластов, так что, очевидно, форма зубца зависит от расположения камешков этой клеточной мозаики. Так, в образовании медиального зубца *Stenogyra* принимают участие шестнадцать, латерального — двенадцать — тринадцать клеток.

Повидимому одонтобласты остаются всегда на своем месте, а не перемещаются вперед вместе с зубцами. Зубцы же передвигаются вперед по мере того, как на переднем краю терки они стираются от употребления и заменяются более кзади расположенными рядами зубцов.

Действием особых мышц радула движется взад и вперед, работая, действительно, как терка над захваченным пищевым куском.

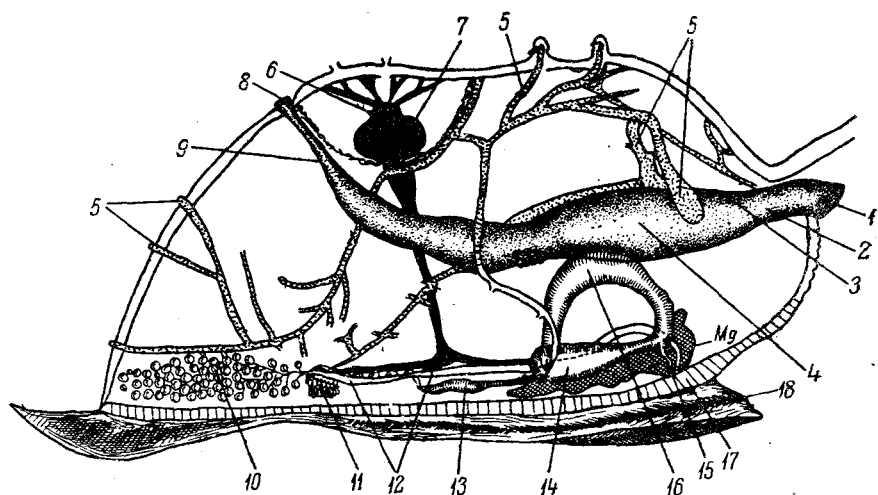


Рис. 176. Анатомия *Melibe leonina* (Nudibranchia).

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — церебральный ганглий; 4 — желудок; 5 — сильно ветвящиеся печеночные выросты; 6 — предсердие; 7 — желудочек сердца; 8 — порошина; 9 — задняя кишка; 10 — гермафродитная железа; 11 — предстательная железа; 12 — семяпровод; 13 — яйцевод; 14 — сперматека; 15 — влагалище; 16 — матка; 17 — основание ноги; 18 — нога (из Кьершо-Агерсборг).

Пищевод (рис. 172) есть эктодермальная часть кишечника, залегающая между глоткой и желудком. В это определение следует, однако, внести оговорки. У *Lamellibranchia* глотки нет, так что пищевод начинается прямо от рта (рис. 177, А). У некоторых *Prosobranchia* (*Terebra* и др.) мы видели, что глотка перемещается к основанию хоботка, так что пищевод распадается на префарингеальный и постфарингеальный отделы. Проще всего пищевод устроен у *Amphineura*. У них он порой так короток, что может считаться отсутствующим: так, у *Wirenia* (N. Odhner, 1919) глотка, слегка суживаясь, прямо переходит в среднюю кишку. У других *Amphineura* (*Plasorhoga* и *Aplasorhoga*) пищевод всегда короток, сравнительно широк и не дифференцирован на отделы. Такой же характер имеет пищевод

Lamellibranchia, который тоже порой становится рудиментарным. У сем. Nuculidae из Protobranchia впереди пищевода имеется еще особое расширение, вроде ротовой полости с двумя боковыми железами.

Несравненно более сложной дифференцировки достигает пищевод у Gastropoda и Cephalopoda. Лишь в редких случаях, как у *Melibe* (рис. 176) из Opisthobranchia (Kjerschow — Agersborg, 1924), пищевод короток. В других случаях (*Helix pisana*, *Buliminus* и др.) он удлиняется, но все же остается простым. У большинства Gastropoda пищевод дифференцируется на отделы. Мы уже говорили о префарингеальном и постфарингеальном участках пищевода у неко-

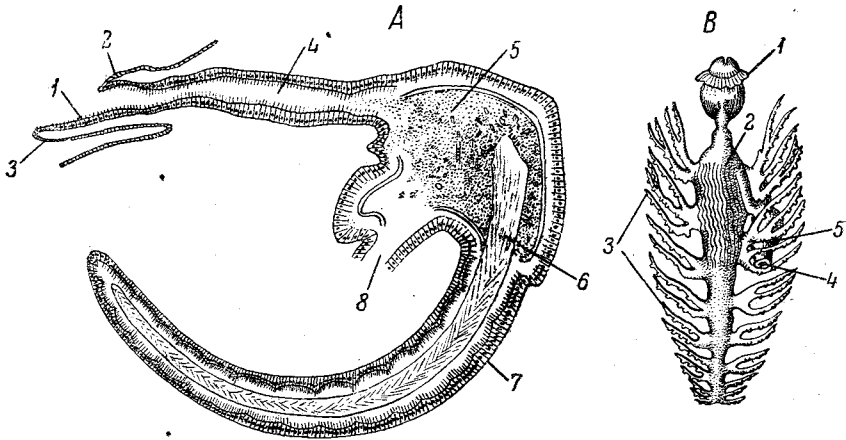


Рис. 177. А — продольный разрез передней части кишечника *Donax trunculus* (Lamellibranchia).

1 — рот; 2 и 3 — верхняя и нижняя губы; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — кристаллический стебелек; 7 — мешок кристаллического стебелька; 8 — переход желудка в среднюю кишку (по Барруа).

В — кишечник *Aeolis* (Nudibranchia).

1 — глотка; 2 — желудок; 3 — разветвленная печень; 4 — порошица; 5 — задняя кишка (из Ланга).

торых хищных Prosobranchia; то же имеет место и у некоторых Nudibranchia — Hedyllidae (по Ковалевскому, 1901). Чаще всего у многих Gastropoda, принадлежащих к разным группам, известная часть пищевода расширяется, образуя зоб (рис. 172). Обычно зоб образуется задним отделом пищевода перед его переходом в желудок. Реже, как например у *Helioniscus* из Docoglossa, зоб занимает среднюю часть пищевода, деля его на предзобный и послезобный отделы. Наконец иногда, например у Trochidae, зобное расширение следует непосредственно за глоткой. Здесь же, сразу за глоткой, у всех Diotocardia и части Monotocardia пищевод образует два боковые выпячивания, пищеводные карманы, которые могут быть наряду с зобом. В общем можно сказать, что пищеводные карманы сильнее всего развиты у хищников, у растительноядных же Про-

branchia подвергаются редукции, но там зато сильнее развивается средняя кишка. Помимо перечисленных дифференцировок, у отдельных форм Gastropoda встречаются различные слепые дивертикулы пищевода, не заслуживающие детального описания. У Cephalopoda (рис. 174) пищевод обладает значительной длиной, особенно у Decapoda, у которых он имеет вид длинной прямой трубки. У *Nautilus* и *Ostropoda* он дает боковое выпячивание — зуб, которое у *Nautilus* достигает громадных размеров, будучи крупнее желудка. Пищевод и зуб выстланы кутикулой.

Средняя кишка моллюсков может достигать крайне сложной дифференцировки. Проще всего она устроена у Aplасophora, где имеет вид совершенно прямой трубки, одинакового диаметра на всем протяжении. У *Nematomenia* (Odhner, 1919) и некоторых других видов кишка совершенно гладкая, но у большинства Aplасophora она образует очень

многочисленные и симметрично расположенные боковые дивертикулы. Иногда эти выпячивания слабо выражены, в других случаях (*Proneomenia sluiteri*) они гораздо длиннее и по своим размерам дифференцируются на дивертикулы первого—четвертого порядка. Дивертикулы нередко называют печеночными, так как они выстланы железистым эпителием.

Помимо боковых кар-

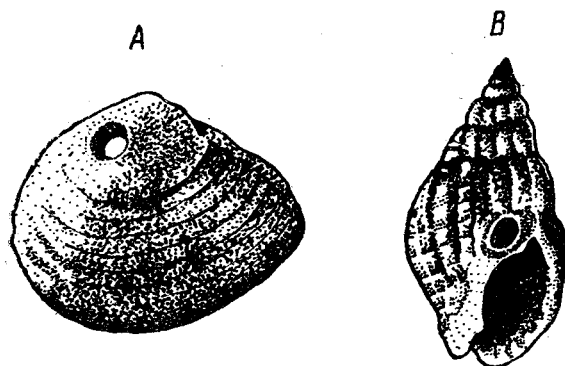


Рис. 178. Две раковины моллюсков. А — *Tellina baltica*; В — *Nassa reticulata*, просверленные хоботком *Natica* (по Анкелю).

машков, у Aplасophora передний отдел кишки очень часто имеет направленный вперед, к глотке непарный спинной слепой вырост.

У всех прочих моллюсков, начиная с Plасophora (рис. 169), часть средней кишки дифференцируется в желудок, а печень принимает вид объемистой, резко обособленной от кишечника железы. Желудок занимает переднюю часть средней кишки. Проще всего он у некоторых Plасophora (*Nuttallochiton*), где имеет продольно вытянутую вертикальную форму. Просто устроен желудок и у некоторых Prosobranchia (например *Natica*), где он по диаметру мало отличается от остальных участков средней кишки, имеет кардинальное и пилорическое отверстия на своих концах, но расположен поперек тела животного. У большинства Gastropoda (рис. 172) желудок представляет собой V-образный мешок со сближенными входным и выходным отверстиями и с образующим объемистый слепой вырост задним концом. Форма выроста довольно проста у *Helix*, *Stenogyra* и др.; он увеличивается у *Cyclophorus* и др., а у Trochidae

даже закручивается в крутую спираль из нескольких оборотов. Особенно велик вырост у *Hedyllidae*. Сплошь и рядом желудок в свою очередь дифференцируется на *proventriculus* и *ventriculus* (*Melibe*, *Cyclophorus*, *Helioniseus* и др.); иногда (*Aplysia*) дело доходит даже до образования двух преджелудков. Эпителий желудка или преджелудка иногда кутикуляризуется или даже выделяет настоящие роговые жевательные пластинки (например у *Pteropoda*). Особенно силен жевательный аппарат у *Scaphander*, где он служит для дробления раковин пластинчатожаберных, которые проглатываются целиком и затем разламываются в желудке. Наиболее сложное строение желудка описывается у *Cyclophorus*: желудок имеет пять отделов и два слепых выроста.

У *Lamellibranchia* (рис. 177) желудок представляет собой довольно объемистый округлый или неправильный мешок, ближе к задней стенке которого лежит отверстие, ведущее в тонкую кишку. Желудок (кроме *Nuculidae* и *Solemyidae*) снабжен слепым придатком — мешком кристаллического стебелька. Внутри него залегает очень оригинальное образование — кристаллический стебелек. Он состоит из концентрически слоистой, более или менее плотной студенистой массы. Масса залегает в мешке в виде сплошного столбика, а вокруг места впадения последнего в желудок покрывает стенки желудка в виде так называемой «треугольной пластинки». Интересно, что мешок кристаллического стебелька и стебелек имеются и у некоторых *Prosobranchia* (*Fissurella*, *Patella*, *Hydrobia*, *Bithynia* и др.) — один из общих признаков, говорящих о филогенетической близости *Gastropoda* и *Lamellibranchia*.

У довольно многих *Lamellibranchia* (например *Pecten*) стебелек лежит не внутри особого дивертикула, а в просвете тонкой кишки, которая на известном протяжении расщепляется продольно, — как бы на два желоба, один из которых и занят стебельком. Несмотря на обилие посвященных этому вопросу статей, функции стебелька и до сих пор не вполне выяснены. Сначала предполагалось (Barrois, 1890), что конец стебелька, свободно торчащий в желудок, постоянно стирается проходящей мимо пищей и служит для обволакивания острых частиц последней, чтобы они не могли повреждать нежные стенки тонкой кишки. Mitra (1901) первый показал, что стебелек содержит пищеварительный фермент, переводящий крахмал и гликоген в сахар. Поэтому Mitra полагает, что стебелек имеет значение места скопления фермента. Dakin (1900) у *Pecten* тоже обнаружил этот фермент, но в очень малом количестве. Некоторые авторы неправильно считали, что стебелек есть скопление питательного материала. Nelson (1918) думает, что стебелек принимает участие в образовании пищевых комков и правильном прохождении пищи по кишечнику. Наконец Berkeley (1923) у *Saxidomus giganteus* пытается рядом опытов доказать, что стебелек облегчает животным возможность к анаэробному дыханию, так как экстракт растертых стебельков окисляет и окрашивает гваяковую смолу. Автор думает, что стебелек содержит значительные количества ка-

кого-то окисляющего вещества, которое потребляется по мере пребывания животного в анаэробной среде. В пользу этой гипотезы говорит исчезновение стебелька у экземпляров, пробывших три дня в анаэробной среде, тогда как в хорошо аэрируемой воде стебелек восстанавливается. Однако Berkeley у не учитывает более ранних работ, в которых отмечается зависимость наличия стебелька и от количества пищи: у голодающих особей стебелек исчезает.

Желудок Cephalopoda (рис. 174) имеет вид хорошо обособленного мешка, который у задней своей границы снабжен мощным слепым отростком. Отросток либо простой, округлый (*Sepia*), либо закручен в спираль из $1-2\frac{1}{2}$ оборотов (*Loligo*, *Octopoda*). Отросток обладает очень высокими, вдающимися в его просвет, септами, которые богаты особыми трубчатыми железами. Отверстие слепого дивертикула лежит на границе желудка и начала кишки; здесь имеются особые клапановидные складочки, позволяющие содержимому желудка поступать или в дивертикулы, или в кишку. Слепой мешок принимает в себя протоки печени.

Следующий за желудком отдел кишечника, *тонкая кишка*, лишь в редких случаях бывает коротким и прямым: *Septibranchia* среди пластинчатожаберных. У многих *Nudibranchia* кишка тоже пряма и коротка, но она отходит от желудка вбок и открывается на правой стороне тела (рис. 176, 177, *B*). Очень просто устройство тонкой кишки у всех Cephalopoda, где она имеет вид тонкой прямой трубки, тянущейся от желудка вперед (рис. 174). Интересно, что у головоногих прямизна тонкой кишки возмещается закрученностью слепого дивертикула, играющего преобладающую роль при пищеварении. У громадного большинства моллюсков тонкая кишка столь длинна, что образует одну или несколько петель и иногда во много раз превышает длину тела. У *Gastropoda* и *Lamellibranchia* можно наметить ряд последовательных этапов удлинения тонкой кишки. Так, она образует лишь один легкий изгиб у *Buccinum* и *Pecten*; у *Trochidae* она несколько длиннее, а у большинства видов образует ряд петель (*Patella*, рис. 173, *Cyclophorus*, *Cardium*, *Chamidae*). У *Lamellibranchia* при этом тонкая кишка значительной своей частью лежит в основании ноги.

У *Amphineura* *Plасophora* кишка всегда образует многочисленные петли (рис. 169) в отличие от прямокишечных *Арласophora*. Это различие двух филогенетических групп связывают с разным образом питания, ибо *Plасophora* растительноядны, тогда как *Арласophora* — хищники.

У многих *Gastropoda*, *Lamellibranchia* и *Cephalopoda* имеется проходящая вдоль всей тонкой кишки складка или бороздка — тифлозоль.

Задняя кишка обычно коротка и заканчивается порошницей, положение которой определяется положением мантийного комплекса органов. У *Amphineura* и *Lamellibranchia* она сохраняет примитивное положение на заднем полюсе тела; у *Cephalopoda* и *Scaphopoda* перемещается на брюшную сторону, а у *Gastropoda*

занимает самые разнообразные положения на правой стороне животного. У *Prosobranchia* *Diotocardia* порошица лежит на переднем конце туловища над головой, под углом в 180° к своему первоначальному положению. У *Prosobranchia* *Monotocardia* и у большинства *Pulmonata* порошица помещается на правой стороне туловища, ближе к его переднему концу, а у части *Pulmonata* и *Opisthobranchia* и др. на правой же стороне, но ближе к заднему концу туловища.

Следует заметить, что у *Cephalopoda* почти вся так называемая задняя кишка — энтодермального происхождения. У ряда паразитических *Gastropoda* задняя и даже тонкая кишка атрофируются.

Железы кишечника. Железы передней кишки. Прежде всего обычно имеются железы, открывающиеся в глотку, которые чаще всего обозначают названием *слюнных*. Основываясь на крайней разнородности строения и функций этих желез у разных моллюсков, A n k e l предлагает называть их индифферентным термином глоточных желез. Проще, однако, удержать старое наименование, учитывая все же его сборный характер. S i m r o t h различает три типа строения слюнных желез: *ацинозные*, *трубчатые* и *мешковидные*. Ацинозные железы состоят из многочисленных мешочков, переплетающихся и открывающихся в общий проток. Трубчатые железы имеют вид вытянутых каналов, лишь слегка утолщенных в своей задней половине. Мешковидные железы состоят из множества коротких мешков, одетых общей мускульной оболочкой и открывающихся в общий проток. Выводные отверстия желез большей частью лежат в заднем отделе глотки, но иногда открываются и у нижнего края рта.

У *Amphineura* имеется большей частью две пары слюнных желез: пара крупных, слегка разветвленных боковых и пара мелких брюшных. У *Plasophora* к ним присоединяется еще одна пара своеобразных сахарных желез, которые открываются на границе глотки и пищевода и превращают крахмал в сахар.

У *Aplacophora* могут оставаться одни боковые (*Proneomenia*, *Cyclomenia*), либо одни брюшные (*Perimenia*), либо исчезают обе пары (*Neomenia*).

У *Gastropoda* в большинстве случаев имеется одна пара желез. Однако у некоторых *Prosobranchia* (*Docoglossa*), несомненно, присутствуют две пары слюнных желез. У *Scaliariidae* описаны две пары желез, но одна из них открывается далеко впереди у ротового отверстия. В других случаях, например у *Conidae*, происходит слияние обеих желез единственной имеющейся пары воедино. Кроме того у *Conidae* имеется непарная же ядовитая железа. Кроме настоящих слюнных желез, S i m r o t h различает у многих *Gastropoda* вторичные слюнные железы, которые иногда, например у *Purpura lapillus*, достигают пяти восьмых длины раковины животного.

У *Scaphopoda* и *Lamellibranchia* слюнные железы отсутствуют. Среди *Cephalopoda* *Nautilus* обладает одной парой слюнных желез, а все *Dibranchiata* — двумя — передней и задней, отсутствующей у *Nautilus*. Секрет задней пары ядовит.

Пищевод обнаруживает у Prosobranchia в своей передней части сильное развитие железистых клеток, которые скопляются в сильно складчатых стенках пищевода, образующих на известном протяжении пищевода так называемое «жабо», или воротник. В жабо железистая часть просвета отделена от части, проводящей пищу, двумя продольными эпителиальными складками. У части Prosobranchia (*Murex*, *Vissium* и др.) железистая часть пищевода обособляется от него в виде самостоятельной лейблейновской железы (рис. 172).

Железы средней кишки представлены *печенью*, которая имеется в дифференцированном виде у всех моллюсков кроме Aplasophora. В своем более примитивном состоянии печень имеет вполне билатерально-симметричное строение и состоит из двух лопастей, однако весьма часто она становится асимметричной. Последнее обстоятельство вызывается либо общим изменением тела в сторону асимметрии (Gastropoda), либо смещением желудка в сторону от медианной линии тела (Plasophora, Cephalopoda). Вполне симметричную печень мы находим только у Lamellibranchia, да и то не у всех, ибо у плевротетичных видов асимметрии раковины часто отвечает и таковая внутреннего строения. Весьма любопытно, что у Nuculidae и Ledidae, т. е. у эутетичных и притом наиболее примитивных Lamellibranchia левая лопасть печени несколько крупнее правой. То же преобладание левой лопасти (имеющееся у всех Gastropoda) наблюдается и у других Lamellibranchia, но лишь на ранних стадиях развития. Таким образом получается впечатление, что асимметрия печени имела уже у общих исходных форм обоих классов и только впоследствии сгладилась у пластинчатожаберных. Печень Lamellibranchia представляет собой крупную парную железу ацинозного типа, иногда обладающую значительным просветом. Она впадает в желудок разным числом (у *Mytilus* — до двенадцати) отверстий, хотя у молодых животных имеется сначала всего лишь одна пара отверстий. У Plasophora печень состоит из сильно смещенной вперед маленькой правой доли и из подавшей назад левой доли, подразделяющейся на две части. Закладывается, однако, печень у Plasophora вполне симметрично. У Aplasophora печени соответствуют, повидимому, железистые боковые выпячивания средней кишки (диффузный тип печени).

У Gastropoda печень также имеет парный зачаток, причем изредка парность сохраняется и во взрослом состоянии. Несравненно чаще у взрослых Gastropoda печень непарная. Переход в непарное состояние совершается либо путем атрофии обычно правого, меньшего, зачатка, либо путем слияния обоих зачатков воедино. Печень состоит из многочисленных железистых мешочков, спаянных соединительной тканью в один массивный орган. Эпителий печени состоит из разных сортов клеток — зернистые клетки, колбовидные клетки — которые, повидимому, представляют собой разные фазы деятельности одинаковых клеточных элементов, смотря по тому, занята ли печень в данный момент секрецией ферментов или всасыванием пищи. Обыкновенно печень имеет очень большие размеры.

Входить в описание разнообразия формы печени у Gastropoda не имеет особого смысла. Лишь у немногих низших Diotocardia (*Puncturella*, *Fissurella*) и у отдельных Monotocardia (*Valvata*) развиты одинаково обе лопасти печени. При имеющемся у громадного большинства Gastropoda одностороннем развитии печени нередко видна зависимость этого явления от закручивания внутренностного мешка: у форм правовращающих атрофируется правая, у левовращающих — левая половина печени.

У некоторых Opisthobranchia (*Gastropteron*) печень, прикрывая весь желудок, открывается в него многочисленными отверстиями. Эта форма может облегчить понимание так называемой диффузной печени Nudibranchia. У некоторых из них (*Melibe*, рис. 176) от желудка берут начало независимо друг от друга три печеночные ствола, которые многократно ветвятся и достигают периферии тела, где их веточки заходят в особые кожные сосочки и там заканчиваются слепо; все тело *Melibe* буквально пронизано разветвлениями печени. У Aeolididae (рис. 177, В) от громадного слепого заднего мешка желудка отходят многочисленные, более или менее симметрично расположенные, печеночные трубки, которые посылают от себя множество дорзальных веточек. Последние заходят в спинные сосочки и открываются в особые кармашки, снабженные стрекательными капсулами, — к н и д о с а к и; книдосаки в свою очередь сообщаются с внешней средой.

Железы задней кишки. В заднюю кишку открывается небольшая *анальная железа* неизвестного физиологического значения.

Интересным придатком железистого характера снабжена задняя кишка Cephalopoda. Так называемый *чернильный мешок* (рис. 174), отсутствующий только у *Nautilus* и некоторых Octopoda, представляет собой крупное грушевидное образование, при помощи длинного протока открывающееся в заднюю кишку перед самой порщицей. Мешок состоит из железистой части со складчатыми стенками и из резервуара, с которым она сообщается узкой порой. В одном углу железистого отдела все время образуются новые эпителиальные складки, тогда как остальная часть железистого отдела занята более старыми, ранее образованными складками. Клетки складок постепенно заполняются зернами выделяемого ими черного пигмента — меланина. Клетки старых, заполнившихся пигментом складок распадаются, причем пигмент в виде мельчайших черных зерен поступает в просвет железы, а оттуда в резервуар. Старые складки гибнут, заменяясь, как указано, новообразующимися.

Пищеварительная система паразитических Gastropoda. Среди Gastropoda имеется несколько десятков видов, паразитирующих частью на теле, частью внутри тела Echinodermata. Переход к паразитизму сказывается у них прежде всего на кишечнике. Хоботок утрачивает способность вворачивания и становится органом прикрепления к телу хозяина и высасывания его соков; у внутренностных паразитов хоботок может совершенно

исчезать (*Asterophilidae*). По мере приспособления к паразитизму исчезает радула, челюсти и слюнные железы, а у более модифицированных форм — и вся глотка (*Stylifer celebensis*, *Poedophoropus* и др.). Впрочем в некоторых случаях радула, повидимому, отсутствовала уже у свободно живущих предков паразитов. Пищевод паразитов развит всегда хорошо. Наиболее характерен процесс редукции, связанный с упрощением печени, которая сообщается непосредственно, с одной стороны с пищеводом, с другой стороны — с тонкой кишкой (у *Megadenus arrhynchus* по И в а н о в у). Таким образом печень становится на место желудка и его заменяет. У *Asterophilidae* пищевод открывается уже в слепозамкнутый мешок, генетическая связь которого с печенью ясно доказывается составом его эпителия из типичных печеночных клеток. Наконец у *Enteroxenos östergreni* и у карликовых самцов *Entocolax*, *Entoconcha* и др. весь кишечник атрофируется — питание становится сапрофитным. Субституция желудка печенью представляет собой весьма любопытное явление.

Физиология кишечника. Характер питания моллюсков в деталях настолько разнообразен, что относительно его следует ограничиться лишь самыми общими указаниями. Плоскожа растительноядны, питаются растительной пленкой, покрывающей прибрежные скалы и откосы. Апласофора встречаются преимущественно на колониях *Ostocorallia*, полипы которых они объедают. Среди *Gastropoda* наряду с растительноядными группами (часть *Docoglossa*, большинство *Pulmonata*, особенно водных) имеются типичные хищники (многие *Prosobranchia*, *Testacella* и др. — среди *Pulmonata*, *Pteropoda*, *Nudibranchia*). Иногда при этом они справляются с весьма крупной добычей. Так, крупные *Triton* (*Prosobranchia*) проглатывают за один раз морскую звезду около 30 см в диаметре и до 140 г весом. Имеются и довольно узкоспециализированные в выборе пищи формы: так, большинство *Aeolididae* питаются полипами *Hydrozoa*, на колониях которых они пасутся. *Urosalpinx cinerea* (*Prosobranchia*) питается почти исключительно устрицами, *Hydrobia ulvae* грызет преимущественно водоросли *Ulva* и т. д. *Lamellibranchia* кормятся преимущественно мелким органическим детритом и планктоном, взвешенным в воде, или органическими остатками, имеющимися в грунте. Некоторые формы, как например *Teredo*, поедают точимое ими дерево. *Cephalopoda* все без исключения хищники.

Попадая в глотку, пища прежде всего подвергается действию секрета слюнных желез. Секрет служит, главным образом, для смазывания и смазывания пищи; кроме того, у *Murex Hirsch* (1915) нашел в секрете протеазу, а у *Sycotypus* (*Prosobranchia*) Мендел и Брэдлеу (1905) даже нашли протеолитический фермент исключительно в слюнных железах. В 1934 г. Мансург-Бек подтвердил относительно *Murex* данные *Hirsch* и выделил из секрета слюнных желез целых четыре различных протеолитических фермента.

Сильный протеолитический фермент имеется и в задней паре слюнных желез *Cephalopoda*. У *Amphineura* Плоскожа пара желез,

впадающих в кишку на границе глотки и пищевода, выделяет секрет, превращающий крахмал в сахар.

Совершенно особую функцию имеют слюнные железы некоторых хищных *Prosobranchia* (*Natica*, *Dolium*, *Nassa* и др.), обладающих длинным хоботом. Эти хищники нападают на других *Prosobranchia*, а главным образом, на различных *Lamellibranchia*, просверливают в их раковине своим хоботком круглое отверстие, до трех и более миллиметров в диаметре, вводят в отверстие хоботок и высасывают все содержимое добычи. Просверливание известковой раковины становится возможным благодаря тому, что через хоботок выделяется секрет слюнных желез, содержащий в себе значительное количество кислоты. Секрет этот содержит у большинства указанных видов свободную серную кислоту, крепостью до 4%; в других случаях вместо серной кислоты имеется органическая аспарагиновая кислота. Кислота разрыхляет раковину добычи на месте прикладывания к ней хоботка. В некоторых местах английского побережья до 50% всех находимых на берегу раковин *Patella* несет на себе правильную круглую дырку: все эти особи стали жертвами хищных *Prosobranchia*.

Пищеводные железы (лейблейновская и др.) тоже принимают участие в переваривании пищи, растворяя своим секретом белок (Brock у *Vuccinum*, 1935; *Murex* по Mansur-Bek, 1934). Hirsch (1915) у *Murex* нашел в секрете, кроме того, и амилазу, которая действует не только на крахмал, но и на гликоген. У *Lamellibranchia* и *Cephalopoda* пищевод не содержит желез и служит лишь для проведения пищи в среднюю кишку.

Наиболее сложными функциями обладает так называемая печень, которая не только выделяет пищеварительные ферменты, но и участвует в процессах всасывания пищи и накопления запасных питательных веществ. Печенью выделяются не только протеаза, но и липаза и амилаза. Секрет отчасти поступает в желудок, где пища переводится в кашицеобразное состояние. Значительная часть этой кашицы вводится в ходы печени и здесь частью резорбируется, частью фагоцитируется эпителием печени, а непереваримые частицы выводятся обратно в желудок в виде особых «печеночных экскрементов», как показал Biedermann. В печени откладываются в виде запасного питательного материала в большом количестве гликоген и особенно жир.

Вследствие подобного разнообразия функций печень, в особенности у *Cephalopoda*, в физиологическом отношении приравнивается совокупности печени и поджелудочной железы позвоночных (hepatopancreas).

Для доказательства фагоцитирующей деятельности печени головоногих Cuénot (1907) и Гаряев (1915) кормили восьминогов крабами, инъцированными порошком кармина. При этом все разветвления ходов печени окрашивались в красный цвет вследствие того, что их эпителий воспринимал зерна краски.

У *Cephalopoda* большую роль в всасывании пищи играет также слепой дивертикул желудка. По Гаряеву, непереваренная пища

не пропускается в дивертикул особыми сосочкообразными клапанами; переваренная, но не резорбированная, поступает в него мимо клапанов; жиры пищи всасываются стенками отростка, а остальное содержимое идет для дальнейшего резорбирования по специальному мерцательному желобку в среднюю кишку. Желудок *Cephalopoda*, будучи выстлан кутикулой, по мнению Г а р я е в а, служит лишь для перетирания пищи.

Средняя кишка моллюсков служит для резорбирования, а может быть и для частичного переваривания пищи, тогда как в задней кишке принимают определенную форму экскременты.

Общее о моллюсках

Пищеварительный канал моллюсков достигает (наряду с кишечником некоторых *Arthropoda*) максимальной среди беспозвоночных сложности строения. Прежде всего мы находим у них весьма однородный, высокоспециализированный и сложно устроенный аппарат для захвата и размельчения пищи — радулу. Далее следует отметить расчленение кишечника на значительное количество резко дифференцированных отделов (глотка, пищевод, зоб, желудок, средняя кишка, задняя кишка). Весьма важным прогрессивным признаком является сильное вытягивание средней кишки, которое не зависит от изменений формы тела (*Plasophora*, *Lamellibranchia*) и ведет к улучшению обработки пищи в кишечнике. Аналогичное удлинение кишечника за счет средней кишки мы во всем животном мире встречаем только у моллюсков, с одной стороны, и у позвоночных — с другой. Некоторое вытягивание кишечника наблюдалось у *Vermidea*, но там оно обычно связывалось с сидячим образом жизни и с перемещением порошков к переднему полюсу животного.

Наконец кишечник *Mollusca* снабжен богатым набором пищеварительных желез (слюнные, пищеводные, печень), большей частью достигающих мощного развития и сложных физиологических функций.

Наиболее простой, но, надо сказать, вторично упрощенный характер носит пищеварительная система у *Lamellibranchia*. Происшедшая у них редукция головного отдела тела приводит к исчезновению лежащих в голове у других моллюсков частей пищеварительного тракта, а именно глотки, радулы, челюстей и слюнных желез.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (*Arthropoda*)

Кишечник *Arthropoda* может быть охарактеризован прежде всего не со стороны общей морфологии, а некоторыми своими гистологическими чертами. Прежде всего бросается в глаза полное отсутствие на протяжении всей кишки мерцательных клеток, которое стоит в связи с общим отсутствием ресничек в теле членистоногих. В передней и задней кишках обращенная к просвету кишки поверх-

ность клеток покрыта толстым слоем хитина — продолжением наружной оболочки тела. В средней кишке клетки на свободной стороне несут так называемую палочковую оторочку (*Stäbchensaum*), которую иногда считают составленной из измененных оснований исчезнувших ресниц.

Вторая особенность заключается в том, что выстилка передней и задней кишок у всех *Arthropoda* (у некоторых только во время метаморфоза) периодически линяет и выводится через рот и поросицу в виде цельной хитиновой трубки. Вследствие присутствия хитиновой обкладки в передней и задней кишке процессы выделения пищеварительных ферментов (кроме выделения слюны) и всасывания пищи ограничиваются средней кишкой. Строение кишечника в некоторых существенных чертах разнится у *Branchiata* и *Tracheata*.

Класс ракообразных (*Crustacea*)

Кишечник ракообразных в громадном большинстве случаев представляет собой более или менее прямую трубку, передний конец которой немного отогнут книзу в связи с нахождением рта на нижней стороне головы. В этом отношении *Crustacea* напоминают собой *Annelides*, которые, однако, отличаются еще большей выпрямленностью кишечника. Анальное отверстие раков редко имеет терминальное положение, — обыкновенно же помещается на брюшной стороне последнего сегмента.

Гистологически передняя, средняя и задняя кишки хорошо выражены, ибо средняя кишка лишена хитиновой выстилки. Морфологически эти отделы нередко очень постепенно переходят один в другой.

Передняя кишка (рис. 179). Ясно выраженная ротовая полость и глотка у ракообразных отсутствуют, так что передняя кишка начинается прямо пищеводом, имеющим вид довольно узкой трубки. У низших раков (*Entomostraca*) он обычно не дифференцирован на отделы и лишь слегка расширяется к своему заднему концу. У некоторых отрядов (*Copepoda*) он переходит в среднюю кишку очень постепенно, у других (*Phyllopoda*, *Ostracoda*) он вдается своим задним концом в среднюю кишку, образуя род клапана, препятствующего пище возвращаться из средней кишки в пищевод. У *Branchiopoda* и некоторых *Ostracoda* стенки заднего отдела пищевода усажены мелкими шипиками, или волосками. Назначение этих образований заключается в том, чтобы служить для дополнительного размельчения пищи, главным же образом они действуют как фильтр, не пропускающий чересчур больших кусков в среднюю кишку и препятствующий обратному току пищи. Однако у части *Ostracoda* и части *Cirripedia* задний отдел пищевода приобретает более сложное устройство. У *Ostracoda* задний конец пищевода тоже вдается в среднюю кишку, причем он вооружен выдающимися хитиновыми гребнями и направленными назад волосками. У сем. *Halocypridae* выдающиеся в среднюю кишку хитиновые выросты пищевода образуют

в начале ее почти замкнутый мешок, в котором скопляется пища; у сем. Bairdiidae дело доходит почти до образования жевательного желудка, служащего для перетирания пищи и снабженного сложной мускулатурой. У некоторых Cirripedia (*Cryptophtyalus*) задний отдел пищевода снабжен двумя противолежащими хитиновыми дисками, на которых имеются зубы и несколько рядов щетинок. Этот отдел можно приравнять к жевательному желудку высших раков.

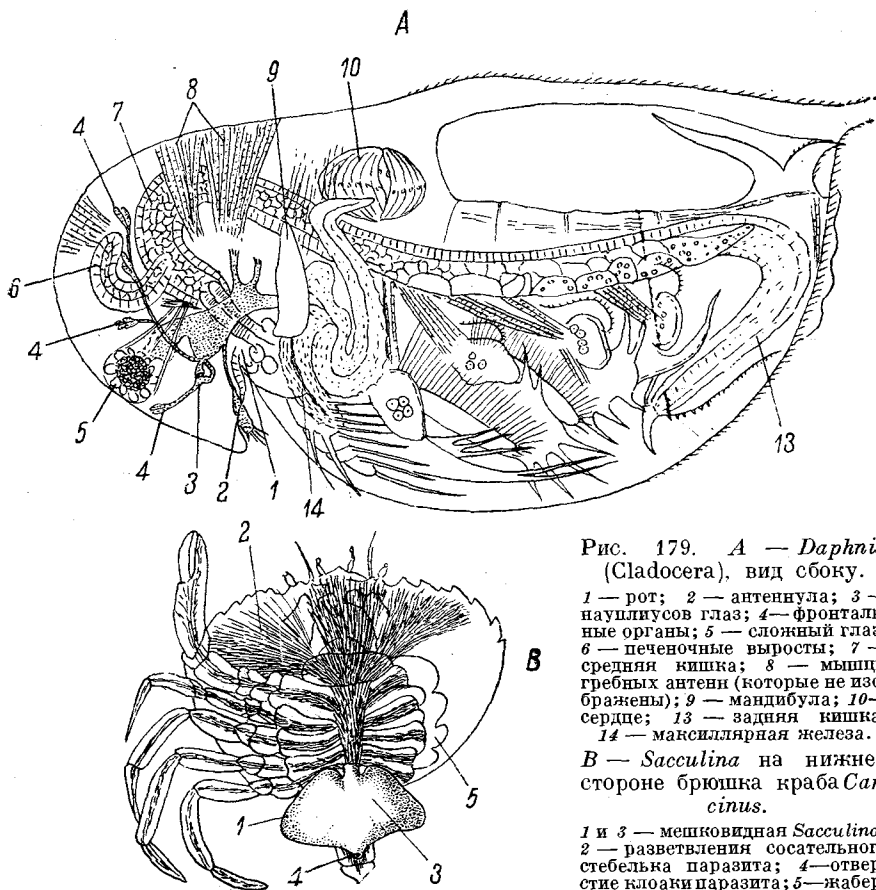


Рис. 179. А — *Daphnia* (Cladocera), вид сбоку.

1 — рот; 2 — антеннула; 3 — наушиусов глаз; 4 — фронтальные органы; 5 — сложный глаз; 6 — печеночные выросты; 7 — средняя кишка; 8 — мышцы гребных антенн (которые не изображены); 9 — мандибула; 10 — сердце; 13 — задняя кишка; 14 — максиллярная железа.

В — *Sacculina* на нижней стороне брюшка краба *Carcinus*.

1 и 3 — мешковидная *Sacculina*; 2 — разветвления сосательного стебелька паразита; 4 — отверстие клоаки паразита; 5 — жаберная полость краба (из Ланга).

Гораздо сильнее развиты приспособления для перетирания пищи в пищеводе многих Malacostraca (рис. 180), где его задний отдел всегда обособляется в *жевательный желудок*, вооруженный либо щетинками, либо более мощными хитиновыми пластинками. Жевательный желудок обыкновенно делится на кардиальную (входную) и пилорическую части, а иногда имеются и более сложные подразделения, возникающие в пределах отдельных отрядов. Так, среди Isopoda свободноживущие формы обнаруживают сравни-

тельно простое устройство жевательного желудка. Он не особенно велик и снабжен на внутренних стенках несколькими щетинистыми валиками. Наоборот, у самок паразитических Eutoniscidae жевательный желудок дифференцирован на три расположенных друг за другом отдела. Передний отдел спинным впячиванием подразделяется на два боковых кармана, а эпителий его образует многочисленные ворсинки, одетые перистой кутикулой. В среднем отделе желудка спинная стенка так толста и выпукла книзу, что просвет его принимает вид полумесяца. Сильная кутикула этого отдела образует щетинки, которые слагаются в фильтр для процеживания всосанной жидкой пищи. Задний отдел желудка («орган Ратке»), подобно переднему, чрезвычайно мускулист. Оба эти от-

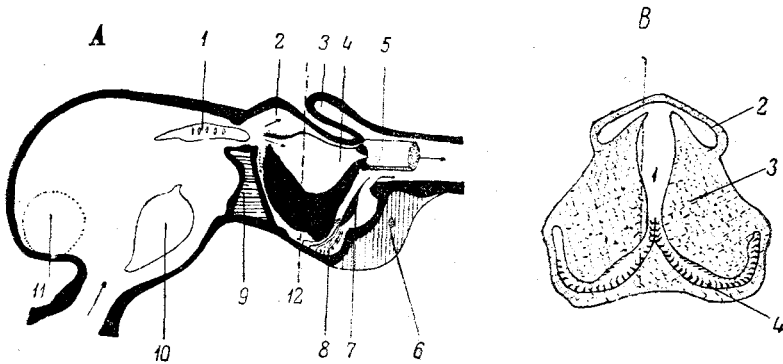


Рис. 180. Речной рак (*Potamobius*). А — сагиттальный разрез через желудок и среднюю кишку.

1 — жевательная пластинка; 2 — преддверие; 3 — слепой дивертикул средней кишки; 4 — резервуар для отстаивания; 5 — воронка, ведущая в заднюю кишку; 6 — отверстие протока печени; 7 и 8 — железистый фильтр; 9 — пилорический клапан; 10 — одна из жевательных пластинок; 11 — жерновка; 12 — пресс.

В — поперечный разрез через пилорический отдел желудка.

1 — резервуар для отстаивания; 2 — фильтровальный отдел средней кишки; 3 — мускульные стенки желудка; 4 — фильтровальные перекладки железистого фильтра (по Иордану).

дела, чередуясь, производят ритмические сокращения, которые напоминают пульсацию сердца. Назначение всех этих мускулистых аппаратов заключается в нагнетании крови хозяина внутрь кишечника. Несколько проще, чем у Isopoda, устроен жевательный желудок у Amphipoda. Среди Decapoda тоже есть формы (*Mastigra Natantia*), обладающие сравнительно слабо развитым желудком, с нежными жевательными выростами, которые у *Lucifer* почти отсутствуют. У донных *Mastigra*, например у *Potamobius*, устройство желудка достигает большой сложности (рис. 180). Прекрасное анатомо-физиологическое описание желудка дал Jordan. Желудок речного рака явственно делится на две части: кардиальную и пилорическую. Кардиальная часть служит для дополнительного перемалывания пищи и выстлана толстой хитиновой кутикулой, кото-

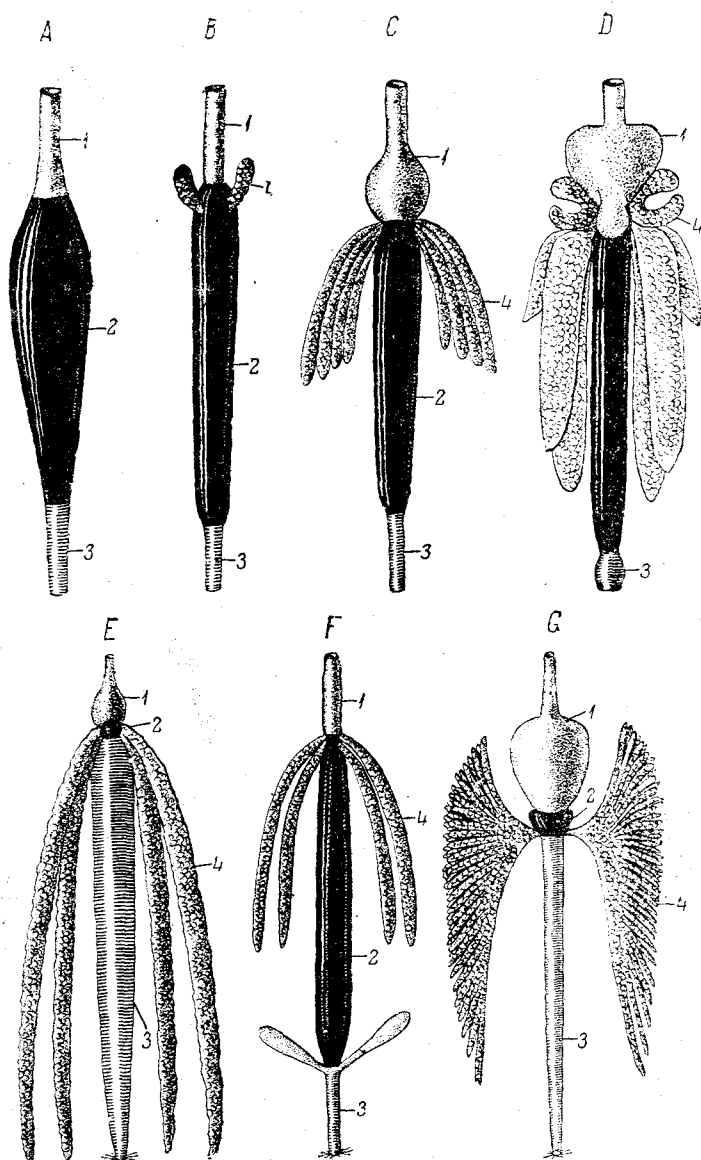


Рис. 181. Схема строения пищеварительного канала различных Crustacea. А — Copepoda; В — Cladocera; С — Lepidostreca; D — Euphausiacea; E — Isopoda; F — Amphipoda; G — Decapoda (*Potamobius*).

1 — передняя кишка, иногда расширяющаяся в жевательный желудок; 2 — средняя кишка; 3 — задняя кишка; 4 — печеночные придатки. (Оригинал.)

рая особенно утолщается в трех местах, образуя жевательные пластинки. Одна из пластинок занимает дорзальное, две другие — латеро-вентральное положение. Каждая пластинка состоит из массивного основания, усаженного рядом острых зубцов. Прочность жевательных пластинок увеличивается их оксификацией, т. е. обызвествлением. У *Entomostraca* обызвествления стенок желудка никогда не наблюдается. Переход к пилорической части обозначается сильно волосистым клапаном, пропускающим дальше только размельченную пищу, освобожденную от самых грубых и жестких частиц. Эти последние выталкиваются обратно через рот. Процеженная пища попадает в своего рода преддверие, а из него во второй участок пилорического отдела — *отстойную камеру*, охваченную с боков двумя овальными хитинизированными пластинками. Пластинки образуют род пресса, которым поступающая из преддверия пища продавливается либо сверху от них в отстойную камеру, либо книзу, в так называемый *железистый фильтр*, где пищу ожидают сложные цедильные аппараты. Во-первых, концы обеих пластинок вдаются в среднюю кишку и там, соприкасаясь, образуют род устья с зазубренными краями, которое *Jordan* называет цедилкой. Устье цедилки вдается в хитиновую воронку, т. е. в довольно длинную трубку, образуемую задним концом пилоруса, но вдающуюся в среднюю кишку, и даже дальше, — в заднюю кишку. Пища проталкивается прессом и фильтруется через цедилку, причем более мелкие и нежные частицы, а также вся жижка выдавливаются в среднюю кишку, куда смотрит концом цедилка. Более грубые части пищи прямо передаются из цедилки в воронку и оттуда в заднюю кишку, не задевая нежного эпителия средней кишки. Теперь проследим, куда попадает мелкая пища из отстойной камеры. Часть ее выжимается в две лежащие по бокам камеры полости, которые кзади открываются в виде трубок в среднюю кишку. Часть ее, профильтрованная через цедилку и через железистый фильтр, состоящий из косо поставленных, волосистых пластинок, попадает в нижний отдел средней кишки, куда впадают протоки печени. Эта пища улавливается воронковидными начальными участками обоих печеночных ходов и поступает в печень.

Средняя кишка. В более простых случаях средняя кишка представляет собой прямую трубку, лишенную всяких придатков и выростов (*Copepoda*, часть *Ostracoda*). Самым сильным развитием, по сравнению с прочими отделами кишечника, средняя кишка обладает у многих *Entomostraca*, где она нередко образует желудок и достигает последнего сегмента тела. У *Malacostraca* длина средней кишки весьма различна, но нередко низводится до минимума. Паразитические отношения представляют в этом смысле *Isopoda*. У большинства их вся энтодерма уходит на образование печеночных отростков средней кишки, от последней же сохраняется лишь узкая поперечная полоска клеток на брюшной стороне кишки. В общем же передняя эктодермальная кишка у таких *Isopoda* непосредственно переходит в эктодермальную же заднюю. Однако у кровососущих

паразитических Isopoda (*Aega*, рис. 182, и др.) средняя кишка образует громадный растяжимый мешок, служащий для накопления пищи. У некоторых Decapoda средняя кишка тоже чрезвычайно укорочена, например, у *Potamobius*, где ее длина составляет лишь одну тринадцатую часть длины задней кишки. Однако в пределах того же отряда эти отношения варьируют в широких пределах: длина средней кишки относится к длине задней, как 1 : 6 (*Homarus*), 1 : 5 (*Carcinus*), 1 : 2 (*Cancer*), 6 : 1 (*Eucyphidea*); у креветки *Lucifer* средняя кишка

доходит даже до 6-го сегмента брюшка.

Сама кишка может быть либо приблизительно одинаковой ширины на всем своем протяжении (Phyllopoda, часть Copepoda), либо образует местные вздутия. У некоторых Entomostraca этим вздутием является энтодермальный желудок (*Copilia* из Copepoda, Ostracoda, многие Cirripedia). За энтодермальным желудком следует еще особая энтодермальная же тонкая кишка (*Copilia*, *Pachysoma* из Copepoda, некоторые Cirripedia), или же прямо задняя кишка (Ostracoda), или же желудок заканчивается

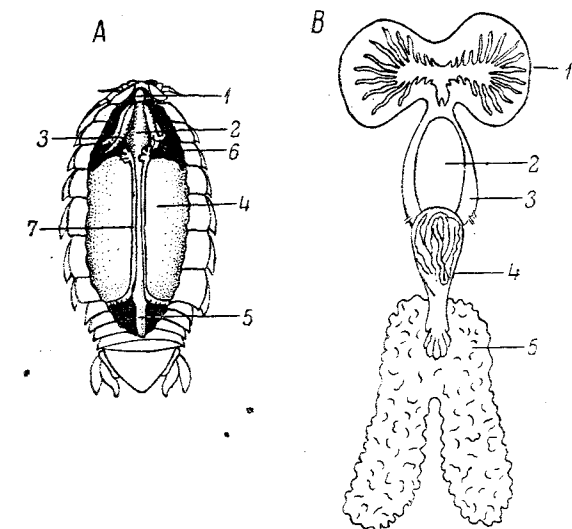


Рис. 182. А — вскрытый *Aega psora* (Isopoda Cymothoidae).

1 — желудок; 2 — средняя кишка; 3 — печеночные придатки; 4 — резервуар средней кишки; 5 — задняя кишка; 6 — семенники; 7 — семяпроводы (по К а л ь м а н у).

В — кишечник *Portunio maenadis* (Isopoda Entoniscidae).

1 — головогрудный желудок; 2 — спинное утолщение фильтрующего желудка (3); 4 — слепо заканчивающаяся средняя кишка; 5 — печень (по Ж и а р у, изменено).

слепо (*Alcippe*, *Dendrogaster* и другие Cirripedia). У *Chydorus* и *Pleuroxus* (Cladocera) средняя кишка, закручиваясь, образует одну петлю (рис. 183, В).

У высших раков средняя кишка нередко участвует в образовании пилорической части жевательного желудка (Amphipoda, Isopoda). Иногда, например у Stomatopoda, у кровососущих Isopoda (*Aega*), мешковидно вздувается задний отдел средней кишки, не имеющий особого наименования. Интересные отношения имеются у паразитических Isopoda сем. Entoniscidae, где в жевательный желудок сзади впадают протоки печени, тогда как сама средняя кишка и задняя кишка отсутствуют. Здесь печень заменяет среднюю

кишку, аналогично тому, что мы имели у некоторых паразитических Gastropoda.

Задняя кишка большей частью коротка и ограничивается лишь анальным сегментом; только у Copepoda, Isopoda, Amphipoda и Decapoda она заходит более или менее далеко вперед. В тех случаях, когда задняя кишка длинна, самый задний отдел ее, снабженный мускулами-расширителями (дилататорами), можно обозначить как прямую кишку. Иногда передняя граница задней кишки заметна по присутствию особого клапана из эпителиальных клеток, препятствующего обратному поступлению экскрементов из задней кишки в среднюю.

У некоторых раков, в особенности у паразитических (*Alicippe*, *Dendrogaster*, *Petrarca*, немногие Copepoda, Entoniscidae среди Isopoda), задняя кишка отсутствует и кишечник замкнут слепо (рис. 182, B). У самцов усоногих, у Cirripedia Rhi zocerphala и у паразитических Monstrillidae среди Copepoda отсутствует весь кишечный канал.

Железы кишечника. У краев рта многих Crustacea открываются одноклеточные или пакетообразные железы, которые нередко называют слюнными. Гомология их слюнным железам Annelides и Mollusca не только не установлена, но и более чем сомнительна. Во всяком случае «слюнные» железы раков развиты значительно слабее, чем у моллюсков и даже чем у многих кольцецов.

Придатки средней кишки и печень. Такие придатки отсутствуют только у Copepoda и части Ostracoda. У прочих раков всегда имеются дивертикулы средней кишки. Большинство авторов не проводит строгой классификации этих придатков. Giesbrecht делит их весьма искусственно, смотря по тому, на каком поперечном (дорзально, вентрально) и продольном уровне они отходят от средней кишки: передние, реже средние и, совсем редко, задние дивертикулы; передние дивертикулы, в свою очередь, могут быть спинными, боковыми или брюшными.

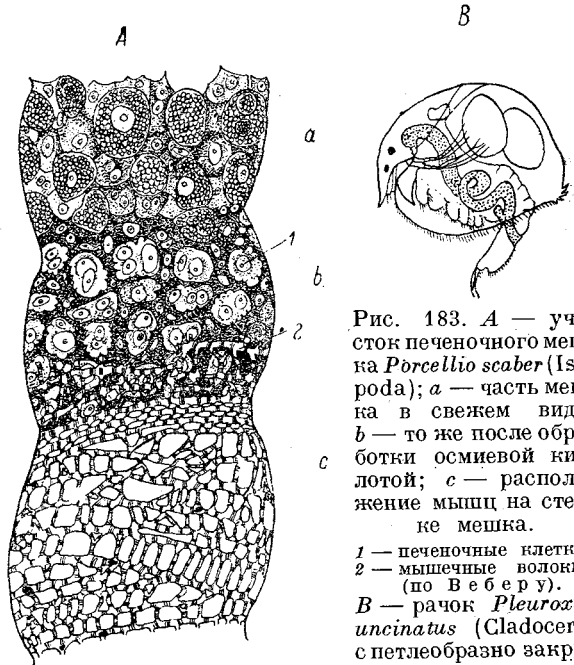


Рис. 183. А — участок печеночного мешка *Porcellio scaber* (Isopoda); а — часть мешка в свежем виде; б — то же после обработки осмиевой кислотой; с — расположение мышц на стенке мешка.

1 — печеночные клетки; 2 — мышечные волокна (по Веберу).

В — рачок *Pleuroxus uncinatus* (Cladocera) с петлеобразно закрученным кишечником.

Передние, или печеночные, отростки в наиболее зачаточном состоянии встречаются у Phyllozoa, где имеют вид маленьких рожек (у Cladocera), хотя иногда они вытягиваются и даже ветвятся (у Conchostraca). Малы передние дивертикулы и у Cirripedia, тогда как у Ostracoda они весьма различной длины. У низших раков печеночных отростков одна пара. У Isopoda и Amphipoda среди высших раков чаще всего имеются 2—3 пары длинных, мешковидных передних дивертикулов, стенки которых обладают довольно сложным строением. Эпителий их состоит из двух сортов клеток, которые J o r d a n называет жировыми и ферментными, а некоторые авторы (например F r e n z e l) считают разными стадиями деятельности одного и того же типа клеток. Снаружи эпителий одет нежной сеточкой мускулатуры, состоящей из поперечнополосатых кольцевых волокон, соединенных многочисленными тонкими продольными перекладинами (рис. 183, А). Эти длинные печеночные придатки правильно сокращаются от своего слепого конца по направлению к основанию.

Среди Decapoda только у *Lucifer* эти образования сохраняют еще вид двух пар длинных дивертикулов. У всех прочих Decapoda объемистая печень состоит из массы тонких ветвистых трубочек, с каждой стороны собирающихся в один общий проток. Протоки печени открываются в задний отдел жевательного желудка, куда и изливается секрет этой железы. Особой длины парные лопасти печени достигают у Paguridae, где они заходят в брюшко. Иногда они сливаются в непарный спинной дивертикул.

Иногда у раков, а именно у многих Amphipoda (Gammaridae и некоторые Caprellidae), имеются парные спинные дивертикулы на заднем конце средней кишки. Функция этих задних дивертикулов точно не выяснена, но за ними подозревается выделительная деятельность. У некоторых Cladocera обнаружен непарный задний дивертикул.

Иногда у раков имеются парные анальные железы неизвестного значения.

Физиология. Большинство Entomostraca питается растениями или растительными остатками. Coepoda питаются преимущественно одноклеточными водорослями, особенно диатомовыми. То же можно сказать и о Cladocera, которые питаются наиболее мелкими формами водорослей. Содержимое кишечника Cladocera какого-нибудь озера может дать ботанику представление о флоре диатомовых водорослей данного водоема. Живущие в илу Ostracoda потребляют трупы животных и различные органические остатки. Cirripedia подгоняют к себе своими длинными ножками планктон. Среди Isopoda у *Idothea* наблюдались в большом количестве растительные остатки, но встречалась и животная пища — другие ракообразные, моллюски. Многие другие Isopoda, а также Amphipoda едят наряду с животной пищей и прибрежные водоросли. Большинство Decapoda ведет хищный образ жизни или питается трупами животных. Недаром Ф о г т в своих «Зоологических пись-

мах» называет раков морскими санитарами, очищающими водоемы от падали. Однако и среди Decapoda некоторые креветки едят водоросли: *Birgus latro* питается плодами деревьев и даже кокосовыми орехами, а *Paratelson* истребляет молодые побеги сахарного тростника.

Пищеварение лучше всего изучено у Decapoda. Главное значение при пищеварении имеет секрет печени, стекающий в жевательный желудок. Этот секрет содержит сильный триптический фермент, быстро растворяющий фибрин при щелочной реакции. Кроме того секрет энергично расщепляет жиры, например жир молока, а также содержит диастатический фермент, переводящий крахмал в сахар. По некоторым данным, секрет содержит также птазу, которая действует на клетчатку. Печень служит и для всасывания пищи, так что, например, у Isopoda все всасывание, вероятно, происходит в печени. Печень же служит и для накопления запасных питательных материалов в виде жира. Судя по такому разнообразию функций, печени раков правильнее давать название hepato-pancreas, т. е. печеночно-поджелудочной железы.

Всасывание пищи происходит только в средней кишке и в печени. При этом особенно сложные изменения претерпевает жир. Он расщепляется в просвете кишки, потом снова строится в печени, а при переходе в кровь снова расщепляется; далее в коже рака откладывается пигмент, который, повидимому, впоследствии превращается снова в жир. Задняя кишка служит лишь для проведения экскрементов, которые (подобно тому, как у Gastropoda) подразделяются на тонкие «печеночные» и более грубые «кишечные» испражнения. У Stomatopoda, обладающих длинной средней кишкой, переваривание пищи происходит в этой последней, а не в желудке, как у Decapoda.

Общее о раках. В кишечнике раков следует прежде всего отметить отсутствие или слабое развитие слюнных желез. Быть может оно связано с хитинизацией покровов, хотя, например, у насекомых хитинизация сопровождается хорошим развитием ротовых желез. У раков прекрасно можно наблюдать постепенное усложнение кишечника от той стадии простой трубки, на которой он находился у многих червей, до той сложной дифференцировки, которой он достигает у Decapoda. Совершенно своеобразной чертой многих высших раков является необычайное укорачивание средней кишки, за счет которой происходит соответственное увеличение размеров печени.

Класс мечехвостов (Xiphosura)

Кишечник Xiphosura прежде всего характеризуется отодвиганием рта от переднего края головогруды кзади по брюшной стороне тела. Вследствие этого пищевод заворачивает от рта сначала вперед, затем перегибается на спинную сторону и на месте перегиба расширяется в выстланный плотной кутикулой жевательный желудок (proventriculus). Жевательный желудок одет мощной мускулатурой;

по направлению кзади он переходит над пищеводом в направляющуюся назад среднюю кишку. Место перехода жевательного желудка в среднюю кишку часть авторов приравнивает настоящему или железистому желудку, внутренняя стенка которого усажена особыми сосочками. Средняя кишка в виде прямой трубки тянется до основания хвостовой иглы, где резко суживается и переходит в эктодермальную заднюю кишку с порошицей на брюшной стороне от основания иглы.

Тотчас позади жевательного желудка в кишку открываются две пары протоков парной лопастной и очень объемистой печени (*hepatopancreas*), занимающей всю головогрудь. Печень *Xiphosura* гомологизируют головогрудным отросткам кишки *Arachnoidea*, тем более что у зародыша она закладывается в виде нескольких пар дивертикулов.

Мечехвосты питаются животной пищей (главным образом, по видимому, моллюсками), которую они пережевывают и переваривают внутри кишечника подобно ракам.

Класс паукообразных (*Arachnoidea*)

Кишечник *Arachnoidea* начинается небольшой ротовой полостью, которая ограничена частью основаниями головных конечностей, частью особыми хитиновыми пластинками наружного скелета и имеет разнообразную форму. Она служит своего рода преддверием к собственно передней кишке, начало которой образовано мускулистой *глоткой*. Глотка действует обычно как насос, служащий для всасывания жидкой пищи, и снабжена специальной мускулатурой. Глотка имеет большей частью трехгранный (*Solpugidea*, *Pedipalpi*, *Araneina*, *Scorpionidea*) просвет, и к стенкам ее идут от стенок головогруды три пучка мышц-расширителей, а кроме того глотка окружена сплошным слоем кольцевых мышц-суживателей (рис. 184). Однако у *Phalangidea* просвет глотки имеет вид шестиконечной звезды, а у *Pseudoscorpionidea* — четырехугольника, сплюсненного с боков. Глотку *Phalangidea* можно связать с таковой прочих паукообразных, представив себе, что каждая грань трехгранной глотки подразделилась на две; соответственно с этим и мускулы-расширители располагаются у *Phalangidea* в шесть рядов. У *Pseudoscorpionidea* имеются лишь две серии боковых мускулов-расширителей.

Глотка переходит в тонкий хитиновый *пищевод*, который особенно сужается в месте прохождения через окологлоточное нервное кольцо. Замозговой участок пищевода перед своим впадением в среднюю кишку расширяется у пауков, *Pedipalpi* и части клещей во второй насос, или *сосательный желудок* (рис. 184). В менее развитом виде описывает Павловский (1947) такой же насос у *Scorpio tauris* и молодых скорпионов. Этот отдел пищевода очень напоминает по строению глотку, но ясно отличается от нее иной формой просвета, а вследствие этого и иным

расположением мускулов. Так, у *Pedipalpi* просвет четырехгранный и хотя расширителей три, но кольцевые суживатели глотки обхватывают сосательный желудок в виде четырехраздельной, а не трехраздельной ленты; у скорпионов разрез соответственного рудиментарного аппарата овален.

Задним своим концом пищевод впадает в энтодермальную *среднюю кишку* (рис. 185). Средняя кишка *Arachnoidea* в высокой

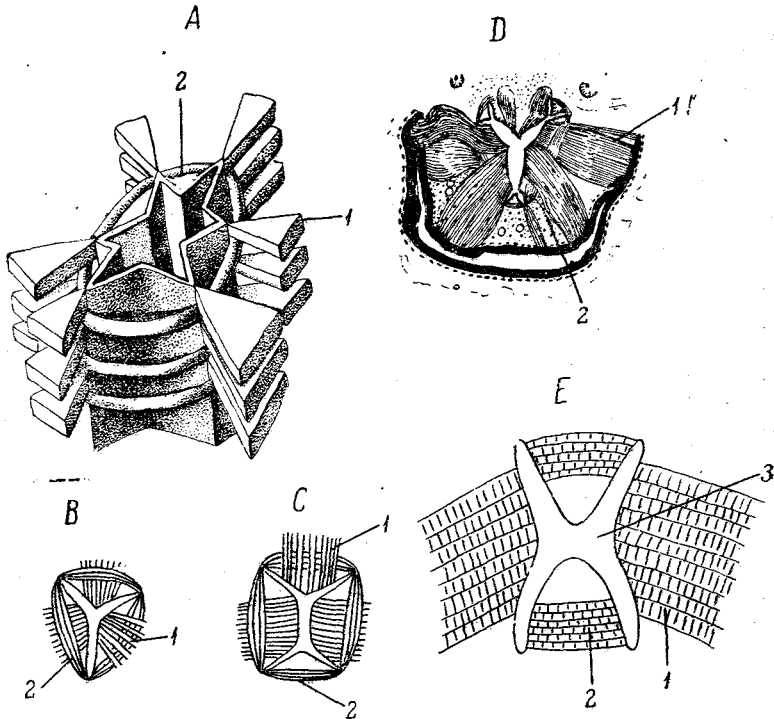


Рис. 184. Разрез через переднюю кишку различных *Arachnoidea*. *A* — разрез через глотку *Phalangidea*, обладающую шестигранным просветом; *B* — разрез через предмозговой сосательный аппарат *Pedipalpi*; *C* — разрез через заголовочной сосательный аппарат *Pedipalpi*; *D* — разрез через глотку скорпиона; *E* — разрез через глотку *Pseudoscorpionidea*.

1 — радиальные мышцы; 2 — кольцевые мышцы; 3 — просвет кишки (*A*, *B*, *C*, *E* — из Кюкенталля, *D* — по Павловскому.)

степени обнаруживает тенденцию к образованию слепых выпячиваний. Вся поверхность средней кишки выстлана железистым эпителием и служит для переваривания и всасывания пищи. Средняя кишка лежит частью в головогрудь, частью в брюшке, причем соответственные отделы ее имеют некоторые, хотя и не принципиальные отличия. В громадном большинстве случаев средняя кишка представляет собой прямую трубку, тянущуюся вплоть до последнего членика брюшка. Только у *Pseudoscorpionidea* абдоминальный отдел

кишки образует явственную петлю; по некоторым данным (П а в л о в с к и й, 1917), у отдельных скорпионов кишка в седьмом абдоминальном сегменте тоже дает короткий изгиб. Наконец несколько изогнута кишка у многих пауков. Головогрудный отдел средней кишки иногда (*Scorpionidea*, *Pedipalpi*) явственно расширяется, так что его можно выделить под названием железистого желудка; чаще последний не дифференцирован. Как головогрудный, так и абдоминальный отделы средней кишки, как правило, дают слепые дивертикулы. В головогрудии дивертикулы большей частью носят характер простых слепых мешков того же строения, как и сама кишка. Дивертикулы абдоминального отдела обычно носят характер массивных гроздевидных желез, совокупность которых образует печень. Однако у отдельных групп головогрудные дивертикулы становятся похожими на печень. Это обстоятельство показывает, что принципиальной разницы между обоими сортами выростов нет: средняя кишка может на разных местах своего протяжения давать дивертикулы, способные к дифференцировке в специальные пищеварительные железы.

Более примитивные отношения головогрудного отдела кишки имеются у *Araneina* и *Solpugidea* (рис. 185, А и F). У них кишка дает простые трубковидные дивертикулы, число которых находится в известном соответствии с числом и положением головогрудных конечностей. У пауков имеется пять пар выступов, соответственно педипальпам и четырем парам ходных ног. У *Solpugidea* имеется четыре пары выступов; передний отвечает педипальпам, второй — первой паре ног, третий раздваивается на конце и посылает свои ветви к основанию второй и третьей пар ног; наконец, четвертый дивертикул подходит своим концом к четвертой паре ног. Концы дивертикулов даже проникают в основания ног (до вертлуга включительно), устанавливая непосредственную обменную связь между кишечником и органами движения. У *Pedipalpi* (рис. 185, D) головогрудный отдел кишки обнаруживает большое разнообразие устройства, дающее ряд переходов от типа аранеоидного к типу скорпионоидному. У молодых *Thelyphonus* (по Ш п м к е в и ч у, 1907) она очень напоминает кишку пауков наличием пяти пар, но более коротких мешковидных выростов; картина у них даже еще более примитивна, ибо имеется еще одна пара направленных вперед и сливающихся затем воедино дивертикулов, которые, очевидно, отвечают хелицерам. У других *Pedipalpi* происходит уменьшение числа дивертикулов без изменения строения их; так, у *Tarantula* выпадает одна пара слепых выростов, у некоторых же форм (*Trithyreus*) остается всего одна пара дивертикулов. С другой стороны, у взрослых *Thelyphonidae* наступает гистологическое изменение головогрудного отдела кишки, сближающее их со скорпионами; а именно передние выросты кишечника целиком, а остальные три пары при своем основании имеют на стенках многочисленные вторичные выпячивания, или ниши, принимая железистый характер и напоминая по строению печень. Наконец у *Scorpionidea* головогрудный отдел кишки только в зародышевом

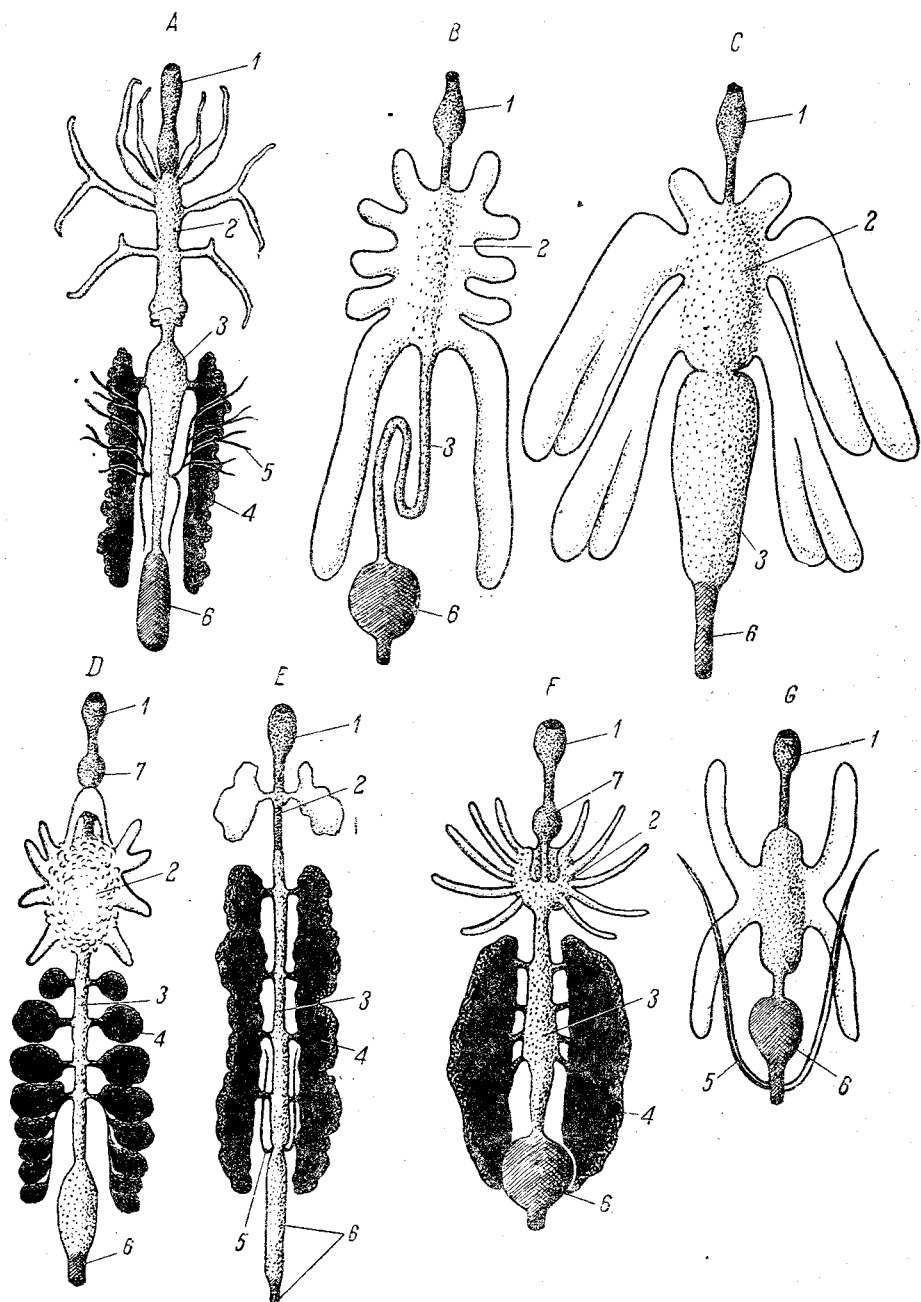


Рис. 185. Схема строения пищеварительного канала различных Arachnoidea. A — Solpugidea; B — Pseudoscorpionidea; C — Phalangidea; D — Pedipalpi; E — Scorpionidea; F — Araneina; G — Acarina.

1 — глотка; 2 — головогрудная часть кишки с ее слепыми выростами; 3 — брюшной отдел средней кишки; 4 — печень; 5 — мальпигиевы сосуды; 6 — задняя кишка, нередко вздувающаяся в ректальный пузырь; 7 — сосательный желудок. (Оригинал.)

состоянии (П а в л о в с к и й) посылает две пары боковых мешковидных выростов и переднюю сливающуюся в один мешок пару; во взрослом же состоянии эти выросты чрезвычайно усложняются, принимают ацинозное строение и превращаются в желудочную железу (см. дальше).

У *Phalangidea* (рис. 185, С) средняя кишка отличается большой шириной и не вполне делится перехватом на передний (головогрудный) и задний участки. Передний участок имеет три пары отверстий, ведущих в такое же количество широких мешковидных дивертикулов. В наиболее простых случаях (группа *Laniatores*) первая пара дивертикулов вовсе не ветвится, вторая и третья расщепляются на две лопасти, причем у всей этой группы строение средней части кишечника характеризуется большим постоянством. Наоборот, у группы *Palpatores* наблюдается постепенное усложнение строения, выражающееся в том, что передние и задние дивертикулы расщепляются постепенно на большее число коротких ветвей: общее число получившихся вторичных дивертикулов может достигать пятнадцати пар. Интересно, что хотя слепые мешки заполняют не только голову, но и брюшко, они по месту своего отхождения и по общей структуре отвечают головогрудным дивертикулам *Araneina* и *Scorpionidea*, тогда как брюшная печень у *Phalangidea* вообще отсутствует. Задний участок кишки имеет вид простой широкой трубки. У *Pseudoscorpionidea* средняя кишка резко делится на передний широкий железистый желудок и на залегающую целиком в брюшке тонкую кишку. Железистый желудок образует три или, по некоторым данным (К ä s t n e r) пять пар боковых выростов и один непарный брюшной вырост. Выросты имеют вид широких неветвистых дивертикулов, последняя пара которых достигает заднего конца тела. Гистология дивертикулов идентична с таковой желудка: эпителий состоит из двух сортов клеток (см. дальше). Очевидно весь этот отдел кишки гомологичен головогрудному отделу других *Arachnoidea*. Тонкая кишка очень узка, обладает одним сортом эпителиальных клеток и образует в брюшке ясно выраженное колено. Не имея специальных мальпигиевых сосудов, тонкая кишка лже-скорпионов (по мнению Ш е л к а н о в ц е в а, 1903) служит сама для выделения и вряд ли несет какую-нибудь пищеварительную функцию.

У *Asarina* сравнительно короткая средняя кишка тоже образует слепые выросты, но в меньшем числе, чем у прочих *Arachnoidea*. Правда, у *Prostigmata* число дивертикулов достигает пяти пар, но у большинства клещей мы находим одну-три, чаще всего две пары дивертикулов. У *Gamasidae* эти мешки заходят в основной членик ног. Интересно, что у некоторых *Hydrachnidae* (*Thyas*) дивертикулы своими концами сливаются друг с другом, и полости их сообщаются друг с другом, так что средняя кишка принимает кольцевидную форму. Средняя кишка *Pentastomida* образует длинную прямую трубку без всяких дивертикулов.

З а д н я я к и ш к а *Arachnoidea* обыкновенно коротка и имеет простое устройство. У *Scorpionidea* — это узкая трубка, лежащая

в последнем сегменте брюшка и там же открывающаяся наружу. У *Solpugidea* и *Pseudoscorpionidea* передняя часть задней кишки расширяется мешковидно, а у *Araneina*, *Pedipalpi* и *Asarina* спинная стенка кишки образует ясно ограниченное от нее выпячивание — мускулистый *ректальный пузырь*.

Железы. Слюнные железы у *Arachnoidea* слабо развиты. Хотя о слюнных железах различных паукообразных имеются отрывочные сведения, но неоспоримо доказаны они лишь для клещей. Так, слюнными железами некоторые авторы без достаточного основания называют железы, открывающиеся на основном членике педипальп у *Araneina*, *Pedipalpi*, особые буккальные железы имеются в основном членике первой пары ходных ног у *Scorpionidea*, причем Павловский функционально приравнивает их к слюнным. Все же эти железы, относящиеся к конечностям, неправильно приравнивать к слюнным железам пищеварительного тракта червей и моллюсков. У *Asarina* имеется одна или несколько пар слюнных желез, открывающихся в ротовую полость. У клещей *Oribatidae* есть одна непарная железа, состоящая из известного количества одноклеточных желез, впадающих в общий проток. У *Ixodidae* (рис. 186, B) имеется обычно две пары желез, одна трубчатого, другая ацинозного строения. Выводные протоки желез обладают сократимым утолщением их стенок, способствующим выведению секрета.

Печень *Arachnoidea* представляет собой парные железистые выпячивания абдоминального отдела средней кишки, хорошо развитые у большинства паукообразных. Эпителий печени диморфен и состоит из железистых *ферментных* клеток, выделяющих пищеварительные энзимы и более крупных *абсорбирующих* клеток, поглощающих жидкую пищевую кашицу и переваривающих ее, внутриклеточно, в крупных пищеварительных вакуолях. Эти клетки периодически отшнуровывают свою верхушечную часть, наполняющуюся непереваримыми остатками, в просвет кишечника. Хотя печень многих паукообразных образует с каждой стороны кишечника одну цельную массу, она обнаруживает несомненные признаки метамерного строения. Лучше всего это видно у *Scorpionidea*. Здесь печень состоит из пяти пар более или менее ясных дольчатых лопастей, сообщающихся с кишкой посредством четырех пар протоков. Павловский (1917) сообщает, что лопасти возникают у молодых скорпионов межсегментальным вытеснением стенок первоначально цельной кишки элементами развивающейся мезодермы, что указывает на соответствие отдельных пар лопастей сегментам брюшка. У *Pedipalpi* число метамерных печеночных лопастей достигает даже восьми пар, но протоков все же четыре пары, так как задние пять пар лопастей впадают с каждой стороны в один общий проток. У *Araneina* вся печень представляет собой с каждой стороны одну общую мелкодольчатую массу, но обладает тем не менее четырьмя парами печеночных протоков, которые указывают на первоначальную метамерность органа.

У Solpugidea K ä s t n e r (1933) находит или две пары лопастей печени, из которых передняя несравненно меньше задней и каждая имеет по паре протоков или же всего одну пару очень длинных и мощных, дробящихся на мелкие дольки дивертикулов. У Acarina слабая расчлененность тела затрудняет оценку дивертикулов средней кишки, но, судя по их строению, они относятся скорее к головогрудю. Наконеч абдоминальный отдел кишки у Pseudoscorpionidea и Phalangidea совершенно лишен печеночных выростов.

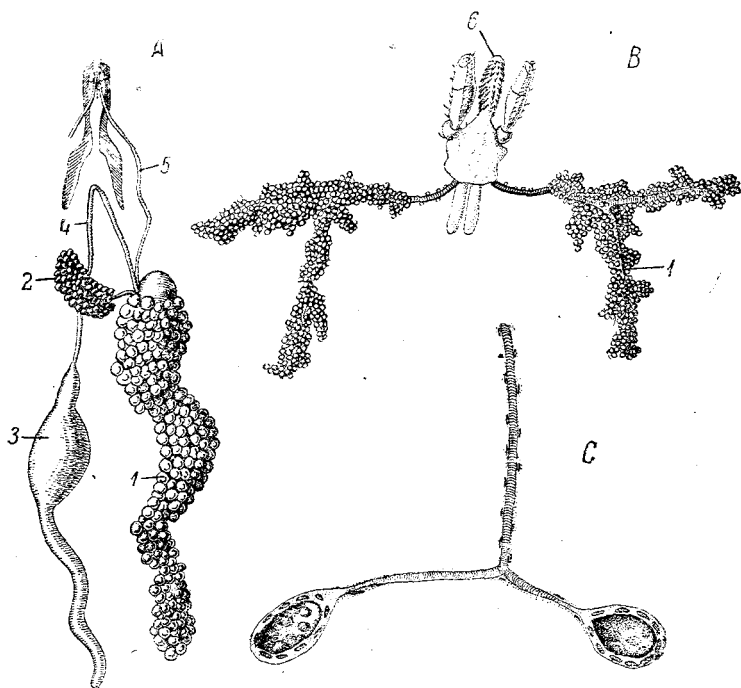


Рис. 186. Слюнные железы клещей и насекомых. А — слюнный аппарат клеща *Nera cinerea*; В — хоботок, педипальпы и слюнные железы *Ixodes ricinus*; С — слюнные железы блохи *Ctenocephalus*.

1 — главная часть слюнной железы; 2 — долька слюнной железы; 3 — задняя слюнная железа; 4 и 5 — протоки желез; 6 — хоботок (из Павловского).

Ф и з и о л о г и я. Arachnoidea питаются животной пищей, главным образом охотясь на разных членистоногих (особенно насекомых), но не пренебрегая и трупами животных (Phalangidea, Solpugidea). Они большие хищники и нередко нападают на хорошо защищенных и более крупных, чем сам хищник, животных; например сольпуги справляются с крупными, сильно хитинизированными жуками скарабеем. Подобно многим другим хищникам, паукообразные часто обнаруживают явление каннибализма. При совместном содержании нескольких сольпуг всегда сохраняется только одна,

ибо животные уничтожают друг друга. У пауков наблюдались случаи, когда самка после копуляции пожирала менее крупного самца. Количество поглощаемой пищи может быть очень велико. *Galeodes graecus* за один день может съесть до 100 мух, а *G. caspius* при кормлении его крупной саранчей съедал до пяти этих насекомых подряд. Совершенно особый и притом разнообразный характер питания мы встречаем у многих клещей. Наряду с хищными видами среди клещей преобладают паразиты, приспособившиеся к жизни как на животных, так и на растениях. Растительные паразиты (клещи сем. Eriophyidae) высасывают соки растений, своими уколами вызывая образования вроде галлов, так называемые *акародомации*. Паразиты животных чаще всего питаются кровью хозяина, причем не редко присасываются к хозяину на долгий срок и увеличиваются во время приема пищи во много раз в объеме. Самцы кровососущих клещей в некоторых случаях, повидимому, на взрослой стадии вообще не питаются. Другие паразитные клещи, например многие Sarcoptidae, забираются в кожу хозяина и питаются подкожной клетчаткой. Наконец, третьи, каковы Analgina, поселяются на перьях птиц и питаются исключительно роговым веществом пера, довольствуясь этой своеобразной и скудной пищей.

У пауков переваривание пищи начинается еще вне тела животного. А именно паук в нескольких местах прокусывает тело убитой им добычи, впуская внутрь ран секрет своих слюнных желез. Этот секрет пептонизирует белки и растворяет внутренние органы добычи, а получившаяся жидкая кашка втягивается затем сосательным действием глотки паука. Главную роль при переваривании пищи играет, однако, печень. Секрет печени пауков представляет собою желтоватую жидкость, быстро переваривающую белки при комнатной температуре. Секрет пептонизирует белки, превращает крахмал в сахар и расщепляет жиры. Прибавление следов соляной кислоты замедляет действие секрета. Судя по этому, действие секрета напоминает действие трипсина поджелудочной железы позвоночных.

Многие паукообразные способны выдерживать долгие периоды голодания. Относительно скорпионов известно голодание в течение года, кровососущие клещи могут иногда голодать еще дольше.

Общее о паукообразных. Пищеварительная система паукообразных имеет большой сравнительноанатомический интерес. Она обнаруживает принципиальное сходство с таковой раков и ракоскорпионов. У всех этих групп бросается в глаза отсутствие или слабое развитие слюнных желез (наличие их у *Asarina* нельзя считать примитивным явлением), и, наоборот, тенденция к образованию железистых выростов средней кишки постепенно дифференцирующихся в целостную печень. У паукообразных эта дифференцировка представляет особенно любопытные моменты. При оценке выростов кишки мы должны исходить из метамерного строения паукообразных, которые несомненно происходят от еще более гомономно расчлененных животных. Второй базой для дальнейшего рассуждения является большая примитивность простых мешковидных или трубковидных

выпячиваний кишки по сравнению с сложно дифференцированной ацинозной печенью. Поэтому наиболее примитивным типом кишки следует считать прямую трубку с парными мешковидными дивертикулами в каждом туловищном сегменте. Такой тип строения характеризуется способностью средней кишки образовывать дивертикулы на всем своем протяжении, что мы и находим у паукообразных в наличии у них как головогрудных, так и абдоминальных выростов. Это свидетельствует о принципиальном сходстве, гомологии всех парных выростов кишки у паукообразных. Наиболее примитивные отношения, в смысле числа и расположения выростов, имеются у *Pedipalpi* — до шести пар головогрудных и до восьми пар абдоминальных выростов, отвечающих в общем четырнадцати сегментам, начиная с сегмента хелицер. Тенденция к уменьшению числа выростов сказывается у *Pedipalpi* в слиянии воедино передней пары дивертикулов и в том, что последние пять абдоминальных выростов имеют с каждой стороны общий выводной проток. Следующий этап встречается у пауков, где в головогруды имеется пять пар выростов, а в брюшке с каждой стороны общая печень, но обладающая четырьмя протоками — след метамерного происхождения. Следующей ступенью служит кишечник скорпионов, у которых в головогруды лежит с каждой стороны цельная, но у эмбрионов еще трехлопастная желудочная железа, а в брюшке тоже цельная, но снабженная четырьмя протоками печень. У *Solpugidea*, наряду с четырьмя парами головогрудных дивертикулов, присутствуют максимально две; а чаще одна пара абдоминальных. Наконец у *Pseudoscorpionidea* и *Phalangidea* имеются только головогрудные выросты, в числе до пяти пар. Имеющиеся у *Asarina* две—пять пар дивертикулов, вероятно, тоже по своему происхождению относятся к головогрудным; в пользу этого говорит их простое мешковидное строение.

Совершенно другой порядок расположения групп получится, если мы будем учитывать степень сложности строения дивертикулов. Наиболее простое строение имеется у *Pseudoscorpionidea* и *Phalangidea*, где все выросты простые, мешковидные. У *Araneina* и *Solpugidea* головогрудные дивертикулы простые, но абдоминальные — превращаются в печень. У *Pedipalpi* головогрудный отдел средней кишки и основания его дивертикулов принимают гистологическое строение печени (наличие двух сортов клеток: ферментных и абсорбирующих) и ее мелкодольчатый характер, но концы головогрудных дивертикулов сохраняют простое мешковидное строение. Наконец у *Scorpionidea* головогрудные отростки сливаются воедино и образуют, собственно говоря, настоящую головогрудную «печень» (желудочную железу), так как Павловский и находит полное гистологическое сходство желудочной железы с абдоминальной печенью скорпионов. Таким образом во многих отношениях наиболее примитивные группы паукообразных (*Pedipalpi* и *Scorpionidea*) обладают наиболее сложной гистологией дивертикулов.

Следующий интересный момент заключается в том, что дивертикулы головогруды и брюшка эволюируют разным темпом, в част-

ности, брюшные (во всех случаях, когда они имеются) — более быстрым. Брюшные дивертикулы всегда имеют вид массивной ацинозной печени, тогда как головогрудные достигают этой стадии лишь у *Scorpionidea* и отчасти у *Pedipalpi*.

В результате мы видим, во-первых, что развитие кишечника паукообразных не совпадает с филогенетическим положением отдельных отрядов: наиболее примитивные группы (*Scorpionidea*) могут обладать наиболее сложно устроенной кишкой. Во-вторых, у одного и того же животного кишка в разных отделах тела (головогрудь и брюшко) эволюирует различно: в разных участках кишки дивертикулы могут иметь то примитивное, то более сложное строение. Наконец кишечник разных отрядов может представлять в этом отношении несколько различных комбинаций.

Интересные выводы дает сравнение паукообразных с *Xiphosura*. Печень по положению своих протоков отвечает головогрудным дивертикулам *Arachnoidea*, а по строению — желудочной железе скорпионов. Таким образом мечехвосты в смысле места развития дивертикулов характеризуются отсутствием абдоминальной печени и вообще приближаются к скорпионам и *Pedipalpi*, резко отличаясь от прочих паукообразных.

В передней кишке *Arachnoidea* интересно развитие сосательной глотки с трехгранным просветом — черта, общая многим животным, принимающим жидкую или кашицеобразную пищу (нематоды, пиявки, *Pantopoda*). Кроме того интересно образование у некоторых *Arachnoidea* по ходу передней кишки второго насасывательного аппарата, аналогичного глотке. Аппарат этот развивался независимо в разных отрядах паукообразных. Это отлично доказывается разнообразностью его строения (у *Pedipalpi* он четырехгранный, у скорпионов — овальный, у пауков — округлый), тогда как глотка почти повсюду имеет одну трех-(шести-)гранную форму.

Задняя кишка паукообразных развита слабо и в этом отношении резко отличается от задней кишки *Crustacea*, которая нередко составляет у высших раков наиболее длинный отдел кишечника.

Класс многоколенчатых (*Pantopoda*)

Эти животные отличаются малыми размерами туловища, при огромной величине ног, что и накладывает отпечаток на многие системы органов, в том числе и на пищеварительную.

Вся передняя кишка *Pantopoda* лежит внутри мощно развитого хоботка (рис. 187, А). Она выстлана прочной хитиновой кутикулой, образующей стенки трехгранного просвета передней кишки. Кутикула образует многочисленные, расположенные рядами перекладины, гребешки и т. д., составляющие аппарат для процеживания и частичного размельчения пищи. Пищевод *Pantopoda* имеет значение сосательного аппарата, соответственно с чем от стенок хоботка к стенкам пищевода идут три двойных продольных ряда мускулов расширителей. В хоботке, имеющем полную трехлучевую симме-

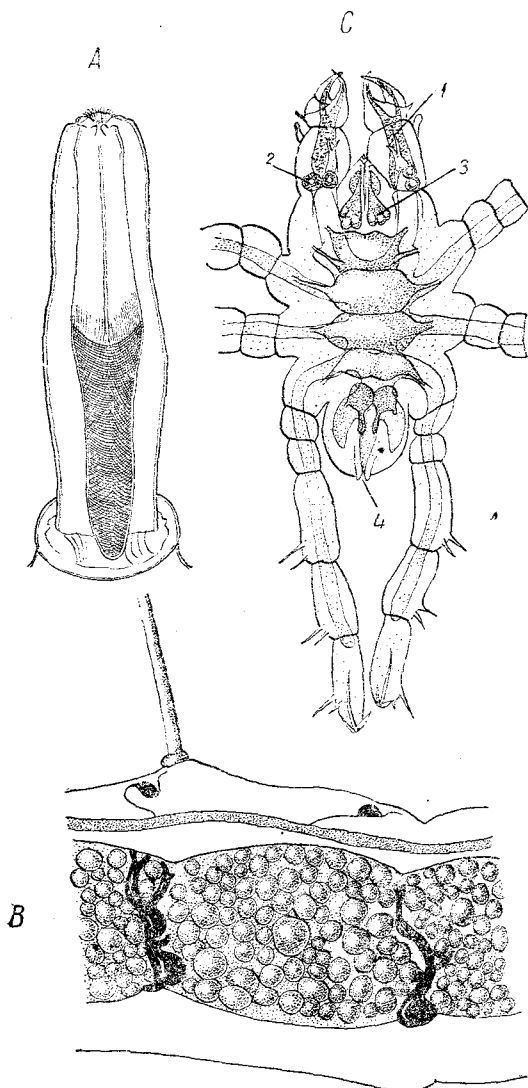


Рис. 187. Пищеварительная система *Pantopoda*. А — хоботок *Phoxichilus* с состоящим из перекладин и шипов педильным аппаратом; В — участок ноги *Nymphon grossipes* с кишечником и продольным нервом; кишка в двух местах охвачена кольцевыми мышечными волокнами; С — поздняя личиночная стадия *Ammothea* с брюшной стороны.

1 — железы клешней; 2 — придаточные железы; 3 — слюнные железы; 4 — порошина; хорошо видны разветвления кишечника, заходящие вплоть до последнего членика ног; кишечник отчасти прикрыт ганглиями брюшной нервной цепочки (А — по Дорну, В и С по — Догелю).

трию, залегают три или четыре пары очень просто устроенных хоботковых желез, открывающихся на его переднем конце. Каждая железа состоит из группы клеток, впадающих в общий проток.

На месте перехода хоботка в туловище пищевод сообщается с средней кишкой, которая имеет вид прямой трубки, посылающей от себя в стороны парные дивертикулы (рис. 187, С). Дивертикулы очень длинные и метамерно расположены. Передняя пара направлена вперед и входит в основание клешневидных передних конечностей. Там, где эти конечности атрофируются (*Ruspogonit* и др.), подвергаются редукции и передние дивертикулы кишки. Сегменты второй и третьей пар конечностей лишены дивертикулов, соответственно со слабым развитием этих метамеров, но зато все пары ходных ног, т. е. четвертая, пятая, шестая и седьмая, а у десятиногих *Decolopoda* и *Pentanympnon* и восьмая, содержат в себе длинные, трубчатые выпячивания средней кишки. У многих *Pantopoda* эти дивертикулы доходят вплоть до последнего членика ноги, так что общая вместимость дивертикулов в несколько раз превосходит объем самой средней кишки. Дивертикулы во многих местах опоясаны мускульными клетками,

обеспечивающими их перистальтику (рис. 187, В). Пища поступает из средней кишки в ее дивертикулы, где и протекают главные процессы переваривания и всасывания пищи.

Короткая задняя кишка занимает рудиментарное брюшко и открывается на конце его порошицей.

Классы первичнотрахейных (Protracheata) и многоножек (Myriapoda)

Пищеварительная система обоих классов в общем устроена однотипно, отличаясь, главным образом, некоторыми гистологическими чертами и наличием у многоножек мальпигиевых сосудов, которые отсутствуют у Protracheata. Кишка всегда представляет собой прямую трубку, которая у Protracheata выстлана мерцательным эпителием. У Myriapoda передняя и задняя кишки имеют хитиновую выстилку, средняя кишка лишена ее и состоит из простого немерцательного эпителия.

Особенность передней кишки Protracheata заключается в том, что вокруг рта образуется кольцевой кожный валик, заключающий в себе пару челюстей, т. е. измененных ходных ног. Таким путем возникает перед ротовым отверстием особая полость, называемая преддверием рта, рот же служит для сообщения ротовой полости с мускулистой глоткой, образующей передний отдел передней кишки; глотка при помощи короткого и широкого пищевода сообщается с средней кишкой. У Myriapoda, как и у громадного большинства Arthropoda, ротовые конечности лежат на свободе, на поверхности головы, и особое преддверие рта отсутствует; глотка и пищевод такого же характера, как и у Protracheata. Только у некоторых многоножек (*Cryptops* и некоторые другие Scolopendridae) задний отдел очень длинной передней кишки образует расширение с направленными вперед колющими волосками. Таким путем получается нечто вроде цедилки, напоминающей соответственные приспособления насекомых.

Средняя кишка Protracheata (рис. 188) тянется от сегмента второй пары ног почти до самого заднего конца тела в виде прямой трубки, обладающей железистым эпителием. Такое же приблизительно строение имеет она и у Myriapoda (рис. 344), но у *Glomeris* (Diploroda) задняя часть средней кишки образует изгибы. Сравнительно короткая, выстланная у многоножек хитином задняя кишка не представляет интересных особенностей. Порошица находится на заднем конце тела.

Ж е л е з ы. У Protracheata имеется пара длинных слюнных желез, лежащих по бокам кишечника; они открываются коротким общим выводным протоком на заднем краю рта. Перед соединением друг с другом слюнные железы образуют по слепому выпячиванию, служащему в качестве резервуара для слюны. По своему происхождению слюнные железы представляют собой видоизмененные нефридии сегмента оральных сосочков.

Многоножки отряда Diplopoda обладают тремя парами слюнных желез, снабженных самостоятельными протоками, хотя сами железы могут частично сливаться между собой. Две передние пары выпадают спереди в ротовую полость, тогда как третья пара откры-

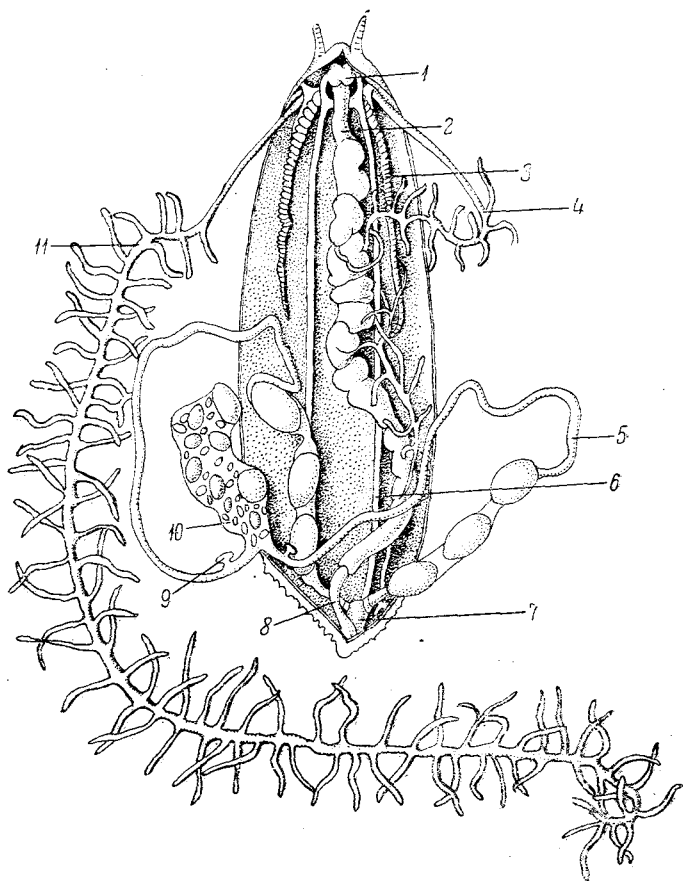


Рис. 188. Анатомия *Ooperipatus oviparus*.

1 — головной мозг; 2 — пищевод; 3 — слюнная железа; 4 — выводной проток слюнной железы; 5 — яйцевод; 6 — нервный ствол; 7 — яйцеклад; 8 — задняя кишка; 9 — семеприемник; 10 — яичник; 11 — слюнистая железа (по Денди).

вается в основании задних ротовых конечностей (gnathochilarium). Первые две пары желез, повидимому, кожного происхождения. Железы третьей пары, называемые трубчатыми, сравниваются с парой нефридиев *Protracheata*. В r u n t z (1904) даже приписывает этим железам экскреторную функцию, тогда как некоторые другие авторы предположительно говорят о способности трубчатых желез давать фермент, растворяющий целлюлозу.

У Chilopoda имеется три-пять пар небольших слюнных желез, которые открываются самостоятельными протоками в ротовую полость или по бокам рта. Не у m o n s (1901) расценивает все эти железы как производные эктодермы и отрицает их генетическую связь с нефридиями.

Как у Protracheata, так и у Myriapoda (Diplopoda) описаны особые анальные железы, которые в числе одной пары открываются в самый задний отдел кишечника, у порошицы. У Protracheata они являются измененными нефридиями последнего сегмента; у Diplopoda их морфологическое значение точно не установлено.

Общее. Пищеварительный аппарат Protracheata и Myriapoda устроен, в общем, весьма просто, в некоторых отношениях проще такового Polychaeta. За это говорят короткость и прямизна кишечника, слабая дифференцировка передней кишки на отделы, отсутствие отделов в средней и задней кишке, отсутствие железистых придатков средней кишки. Очень интересное обстоятельство можно установить относительно слюнных желез. Сравнение низших Arthropoda, как Branchiata, так и Tracheata, с группой Polychaeta показывает, что при переходе от кольцецов к членистоногим последние утратили набор слюнных желез, имевшийся у Polychaeta. Затем в пределах типа членистоногих начинает заново вырабатываться слюнный аппарат, который именно в связи со своим новообразованием имеет сначала слабое развитие и неоднородное происхождение. Слюнные железы членистоногих возникают частью за счет нефридиев (Protracheata, трубчатые железы Diplopoda, часть головных желез низших Insecta), частью за счет коксальных желез, частью, наконец, в виде новообразующихся кожных желез. Таким образом слюнные железы Arthropoda имеют мало общего с однозначными образованиями Annelides.

Класс насекомых (Insecta)

Соответственно с громадным количеством животных, принадлежащих к насекомым, и в связи с необычайным разнообразием их способов питания, пищеварительный канал насекомых тоже обнаруживает значительное богатство типов строения (рис. 189). В наиболее простых и исходных случаях — это прямая трубка, состоящая из обычных трех частей: передней, средней, и задней кишки. Примитивность этого типа доказывается тем, что он встречается, главным образом, у личиночной фазы, а у имагинальной — лишь у Apterygota и немногих Pterygota (Plecoptera, Phasmodae). Однако у большинства Pterygota, в особенности у растительноядных, длина кишечника увеличивается (главным образом за счет вытягивания средней кишки), и кишечник образует в полости тела изгибы и петли. Наконец в отдельных случаях, которые мы рассмотрим отдельно, пищеварительный канал обладает совершенно своеобразными особенностями.

Передняя кишка выстлана хитиновой кутикулой и снаб-

жена мощной мускулатурой из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. У части *Apterygota* передняя кишка представляет прямую и не дифференцированную на подотделы короткую трубку. У большинства *Pterygota* в передней кишке различают несколько участков, а длина ее увеличивается, так что она достигает начала брюшка. Рот, лежащий, соответственно с постановкой головы, на ее передней или брюшной поверхности, ведет в глотку или в первый из участков передней кишки. Глотка представляет собой расширение кишечника, снабженное системой радиально расходящихся к внутренним стенкам головы мускулов-дилататоров и обладающее более или менее эллиптическим просветом. У насекомых с сосущим типом питания спинная стенка глотки нередко образует в просвет последней продольное выпячивание (*Hemiptera*, некоторые мухи), причем желобовидное дно глотки сильно хитинизируется, а мощные расширители глотки прикрепляются к ней лишь дорзально и вентрально. У некоторых сосущих насекомых, а именно у *Culicidae*, задняя часть глотки принимает трехлучевое строение и мышцы-дилататоры прикрепляются к ней с трех сторон. Трехлучевое строение глотки нами уже неоднократно отмечалось по отношению ко многим животным группам, сосущим жидкую пищу. Главная задача глотки насекомых заключается в проведении пищи в дальнейшие отделы кишечника при помощи перистальтики стенок. При сосущем образе питания глотка превращается в нагнетательный насос, иногда подразделенный на два участка: передний и задний. За областью мускулов-дилататоров начинается узкий *пищевод*, постепенно расширяющийся в *зоб*. Впрочем зоб может и отсутствовать (личинки *Dytiscidae*, *Lampyridae* и др.). В зобу происходит известное накопление пищи и дополнительная обработка ее слюной, после чего пища поступает в имеющийся у большинства насекомых *жевательный желудок*. Особое развитие зоба констатируется у насекомых, питающихся соками цветов и растений (*Lepidoptera*, *Aphidae*). Здесь зоб представляет обособившееся от пищевода мешковидное вместилище для пищи, которое сообщается с пищеводом при помощи узкого канала. Иногда в таких случаях (*Aphidae*) зоб даже становится множественным: два спинных и один непарный брюшной зобные мешки (рис. 189, G).

Жевательный желудок (*proventriculus*) обладает мощной мускулатурой стенок и толстой хитиновой выстилкой, образующей систему выдающихся в просвет желудка зубцов и гребней. Задний конец желудка лишен этих сильных утолщений кутикулы; вследствие наличия гребней просвет желудка может становиться на разрезе звездообразным (шести-, восьмиугольным). В жевательном желудке пища подвергается дополнительному размельчению и процеживанию. На границе желудка и средней кишки находится кольцевидный клапан (*valvula*), большей частью вдающийся в просвет средней кишки в виде более или менее длинной трубочки; клапан есть приспособление, препятствующее возвращению пищи из средней в переднюю кишку (рис. 190, C).

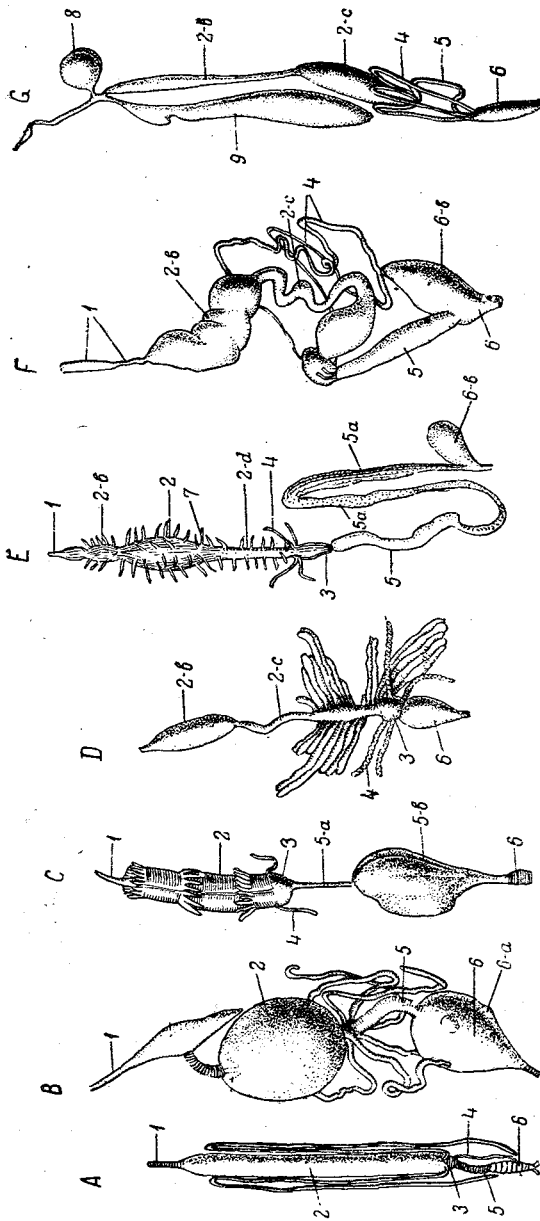


Рис. 189. Пищеварительный канал различных насекомых. А — личинка *Forcipomyia birpinetata*; В — *Murex gibba*, самка; С — личинка *Oryctes nasicornis*; D — личинка клопа *Aphanius*; E — жук *Phosphuga atrata*; F — *Nera cinerea*; G — *Anopheles*, самка.

1 — пищевод; 2, 2b, 2c, 2d — участки средней кишки; 3 — пилорический участок; 4 — мальпигиевы сосуды; 5, 5a, 5b — участки задней кишки; 6 — прямая кишка; 6a — ректальные панцили; 6b — ректальный пузырь; 7 — регенеративные крылты; 8 — парные сфинксы вобные придатки; 9 — непарный нижний воб (на В с е р а).

Средняя кишка лишена хитиновой выстилки. В простейших случаях (Apterygota, Lepidoptera, Odonata, Formicidae, многие личинки, — рис. 189, В) кишка имеет вид прямой трубки или мешка, но очень часто она распадается на несколько (до четырех) участков

разной ширины; гомологии между этими участками у разных групп Insecta трудно установимы, а сами участки у разных насекомых отличаются большим разнообразием. Самый передний участок средней кишки, в том случае если он образует расширение, нередко называют *желудком*, или железистым желудком. Для иллюстрации приведем несколько примеров. У жука *Dytiscus marginalis* начальная часть средней кишки образует обширный, усаженный мелкими придаточками желудок, тогда как остальная часть средней кишки имеет гораздо меньший диаметр, трубковидна. У *Nemobius silvestris*, наоборот, задний отдел средней кишки более широк, чем передний. У клопа *Nera cinerea* (рис. 189, F) средняя кишка состоит из двух расширений, между которыми вставлен узкий, трубковидный третий отдел. Наконец у жуков Tomicidae за передним желудочным вздутием следуют три морфологически отличных отдела, средний из которых несет пилорические придатки (см. далее).

Эпителий средней кишки или гладок, или же образует в разной мере выраженные складочки и ворсинки. Клетки его могут иметь весьма различный вид, который, однако, зависит обыкновенно от стадии деятельности клетки, ибо одни и те же клетки заведуют как секретрией пищеварительных ферментов, так и всасыванием пищи. Впрочем в некоторых случаях, например в железистых дивертикулах у личинки *Musca*, имеются только сецернирующие клетки. В большинстве случаев сецернирующие и резорбирующие фазы деятельности клеток ритмически чередуются.

Функционирующие клетки средней кишки неспособны делиться и постепенно изнашиваются и гибнут; восстановление эпителия происходит при помощи оживленного деления специальных регенеративных клеток. Эти клетки могут лежать разбросанно и поодиночке между основаниями обыкновенных эпителиальных клеток, или же образуют в эпителии небольшие скопления, или гнезда. В большинстве случаев эти гнезда находятся в глубине особых впячиваний эпителия, или так называемых *крипт* (рис. 190, A и B). Впячивания иногда (например у *Dytiscus*) так глубоки, что пронизывают мускульную обкладку кишки в виде торчащих на ее поверхности сосочков. Последнюю ступень дифференцировки регенеративных клеток образуют случаи (*Hydrophilus* и др.), когда крипты совершенно обособляются от кишечного просвета, так что эпителий кишки тянется над ними, не прерываясь. У таких насекомых эпителий кишки от времени до времени целиком сдвигается и восстанавливается за счет распространяющихся из субэпителиальных крипт клеток.

Задняя кишка. Стенка задней кишки выстлана хитиновой кутикулой и отличается от передней кишки только тем, что кольцевая мускулатура обычно лежит не только с наружной, но и с внутренней стороны от продольной. Граница задней кишки обозначается местом впадения в кишечник мальпигиевых сосудов, а также появлением на стенках кишки хитиновой выстилки. Кроме того на границе средней и задней кишки имеется принадлежащий задней кишке

кольцевидный клапан. В наиболее полных случаях в задней кишке различают прежде всего начальный, или *пилорический отдел*, куда

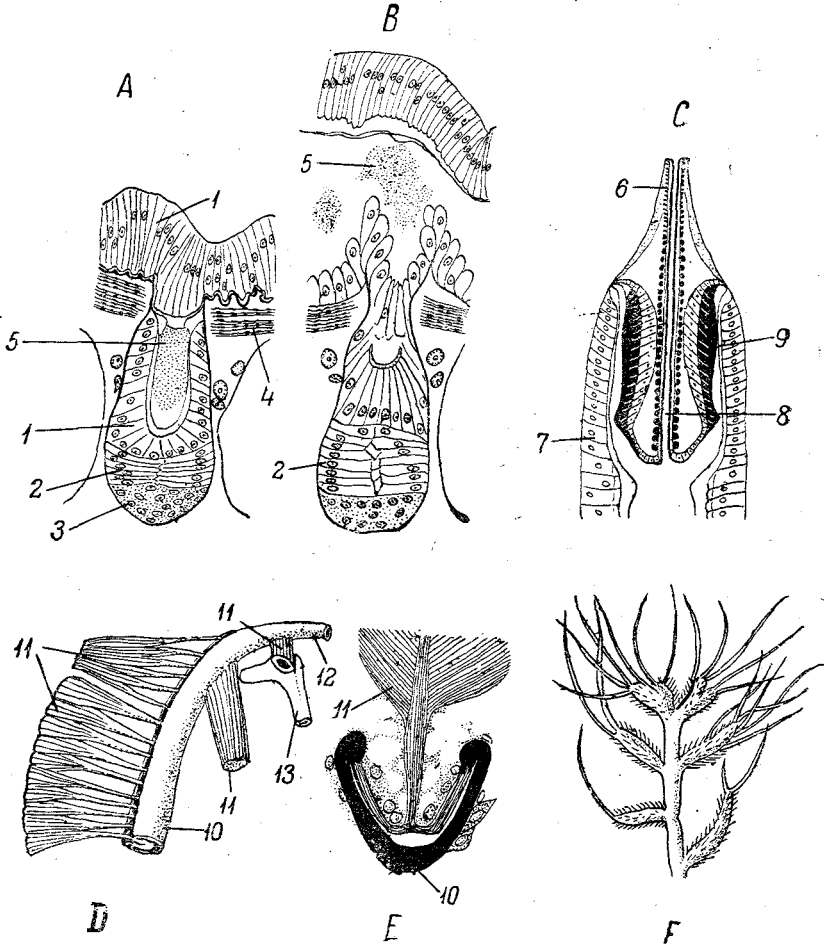


Рис. 190. А и В — поперечный разрез через эпителий средней кишки с регенеративными криптами (А — стадия покоя; В — стадия отбрасывания и новообразования кишечного эпителия).

1 — эпителий кишки и крипты; 2 — эпителий дна крипты; 3 — регенерационная зона крипты; 4 — кольцевые мышцы кишки; 5 — секрет крипты.

С — переход от пищевода (6) к средней кишке (7) с кардиальным клапаном у *Forcipomyia* (Ceratorogoninae).

8 — просвет клапана; 9 — сильно кутикуляризованная наружная стенка клапана.

О и Е глотка *Aphis fabae* в профиль и на поперечном разрезе.

10 — хитинизированная брюшная стенка глотки; 11 — мышцы-расширители глотки; 12 — пищевод; 13 — хитиновый tentorium.

В — разветвленный волосок из задней кишки личинки жука *Osmoderma eremita*.

впадают мальпигиевы сосуды; за ним следует нередко вовсе отсутствующий средний участок задней кишки. Передно этот средний

участок, в свою очередь, распадается на пару отделов разного калибра (личинки *Lamellicornia* и др., рис. 189, *C*). Стенки этого участка иногда усажены своеобразными древовидноветвящимися хитиновыми выростами кутикулы (рис. 190, *F*). Задний отдел задней кишки образован *прямой кишкой*; большей частью прямая кишка расширяется мешковидно, реже она образует одностороннее выпячивание — *ректальный пузырь* (*Nepa*, рис. 189, *F*; *Dytiscus* и др.).

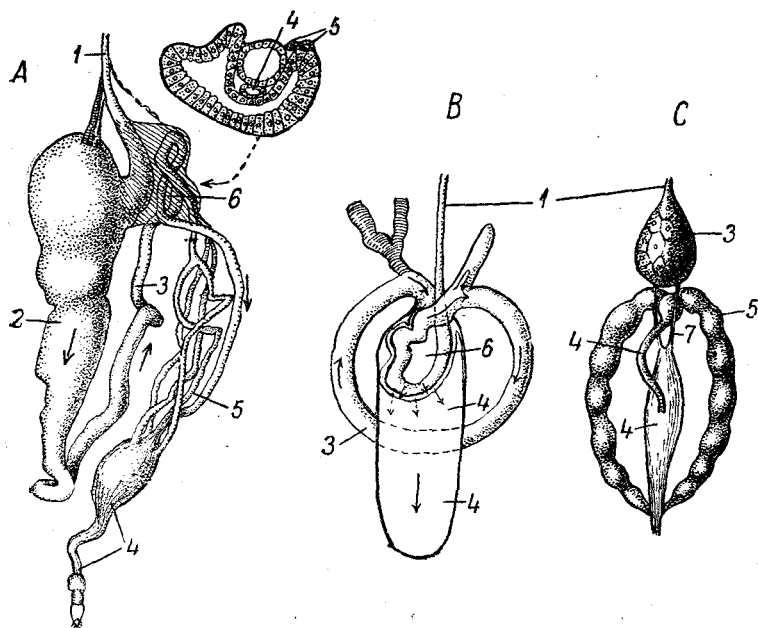


Рис. 191. Кишечник различных Homoptera с фильтровальной камерой. А — *Tricentrus albimaculatus*; В — *Lecanium*; С — *Lepidosaphes*.

1 — пищевод; 2 — зоб; 3 — средняя кишка; 4 — задняя кишка; 5 — мальпигиевы сосуды; 6 — фильтровальная камера; 7 — связки, соединяющие слепо замкнутую среднюю кишку с ректальным пузырем.

Справа сверху от А изображен поперечный разрез через фильтровальную камеру (из Вебера).

Эпителий прямой кишки вдается в ее просвет в виде многочисленных сосочков. Порошица помещается на заднем конце брюшка.

Фильтровальная камера Homoptera (рис. 191). Совершенно исключительные отношения между различными отделами кишечника мы находим у ряда Homoptera, особенно у *Membracidae* и *Coccidae*. У *Membracidae* конец средней кишки и начало задней заггибаются кпереди, прободают наружную оболочку (*tunica propria*) расширенной передней кишки и вплотную прижимаются к эпителию последней. У *Coccidae* дело усложняется тем, что самый задний отдел задней кишки, объемистый ректальный пузырь, отхватывает вышеописанное место спайки передней и начала задней кишки

в виде глубокой чаши. Таким путем устанавливается возможность интенсивного осмотического обмена непосредственно между передней и задней кишкой, в обход средней. Это приспособление служит для фильтрования громадного количества воды, поглощаемого выше-названными насекомыми вместе с их жидкой (сок растения) пищей прямо в заднюю кишку, тогда как питательные составные части пищи следуют обычным путем, т. е. проходят в среднюю кишку и уже затем в заднюю. Описанное приспособление называют фильтровальной камерой. У некоторых червецов (*Lepidosaphes*, рис. 191, С, и др.) связь между средней, сильно укороченной кишкой и задней кишкой совершенно исчезает, так что здесь вся пища диффундирует через стенки кишки в полость тела, а все выделение переработанных в теле продуктов обмена совершается через стенки очень расширенных и объемистых мальпигиевых сосудов.

Железы кишечника (рис. 186). Слюнные железы весьма развиты у насекомых, отсутствуя лишь у многих жуков. У некоторых жуков слюнные железы представлены отдельными клетками, впадающими в переднюю кишку; они образуют отдельные самостоятельные органы в количестве от одной до нескольких пар. Большей частью они имеют характер гроздевидных желез ацинозного типа, причем отдельные пузырьки железы впадают самостоятельными каналами в общий хитинизированный проток. Канальцы, подобно трахеям, выстланы тонкой хитиновой спиральной нитью, поддерживающей их просвет открытым. Число желез варьирует; так, у тараканов их одна пара, тогда как у богомолов в один общий проток впадает с каждой стороны до шести самостоятельных железистых долек; у богомолов железы лежат в сегментах груди и своим задним концом доходят вплоть до брюшка. На пути протоков могут образовываться впадающие в них резервуары для слюны, а сами протоки на переднем конце большей частью сливаются вместе и открываются снизу в ротовую полость или в основании нижней губы. Иногда, например у клопов, имеется особый аппарат для выпрыскивания слюны — слюнный насос. Насос состоит из небольшого резервуара, находящегося на месте соединения обоих слюнных протоков в непарный канал: ко дну резервуара прикрепляется мускул, способный своим сокращением расширять резервуар. При этом слюна накачивается в резервуар из протоков, а при его сжатии слюна выпрыскивается через хоботок клопа в наносимую им ранку.

Сравнительно простым устройством характеризуются слюнные железы личинок *Trichoptera*, которые обладают двумя парами желез, открывающихся у основания мандибул и максилл. Они состоят из самостоятельных одноклеточных желез, впадающих своими каналами в общий проток.

Интересные отношения имеются в отряде чешуекрылых. Взрослые бабочки имеют пару длинных мешковидных слюнных желез, открывающихся в рот непарным протоком. У большинства гусениц мы находим пару прядильных желез (см. дальше) и, кроме того, пару мандибулярных, с выводным отверстием в основании манди-

бул. Эти железы нередко (например у гусениц *Cossus cossus*) достигают сильного развития и состоят из тонкой сецернирующей трубчатой части, овального резервуара и из выводного протока. У *Cossus* секрет желез может скопляться в резервуаре в количестве до 4 дециграммов «пахучей эмульсии».

У *Hymenoptera*, например у пчелы, — до пяти пар желез, лежащих, главным образом, в голове, отчасти в груди, а иногда (у *Andrena*) их может быть и больше. Точную классификацию всех этих желез провести трудно. Обыкновенно характеризуют железы положением их выводного отверстия, которое у громадного большинства так называемых слюнных желез лежит на околоротовых конечностях. Соответственно с этим можно различать *мандибулярные* железы, чаще всего в числе одной пары; реже встречаются *максиллярные* железы и очень обыкновенны *лабиальные*. Несравненно более редко имеются мелкие железки, не связанные с конечностями и открывающиеся прямо в переднюю кишку. В некоторых редких случаях все типы желез могут присутствовать одновременно.

Указанное выше распределение слюнных желез говорит прежде всего об их метамерном характере, а положение выводных отверстий позволяет проводить сравнение их с коксальными железами *Aga-thinoidea*, а через них и с видоизмененными метанефридиями. Некоторые авторы пытаются провести сравнение даже с более отдаленными органами, а именно с параподиальными железами *Polychaeta*. Сравнение с нефридиями не доказано окончательно, но оно вероятно в тех случаях, когда в образовании головных желез принимает участие мезодерма. Из того же основного фонда, т. е. из желез головных конечностей, выработались специальные прядильные железы насекомых; выработались ли они из слюнных желез, или же прямо из более древних образований (коксальные железы) — сказать трудно. Прядильную функцию у насекомых приобретают обыкновенно лабиальные железы. Прядильные железы ротового аппарата имеются лишь в личиночной фазе у гусениц бабочек, у личинок ручейников, пилильщиков, некоторых муравьев (*Oecophylla*). Обыкновенно это длинные трубчатые железы, имеющиеся в количестве одной пары. В наиболее простых случаях секреторный аппарат каждой железы состоит из нескольких десятков крупных клеток, сидящих при помощи ножек на общем выводном протоке (пилильщик *Lophyrus*); у других пилильщиков (*Cimbex*) эти клетки соединяются в грозди, висящие на общем протоке. У других личинок (*Bombyx mori*) вся трубка каждой железы сплошь образована секреторным эпителием из многоугольных клеток; трубка выстлана тонкой кутикулой. Ядра клеток сплошь и рядом имеют сильно разветвленную форму, что считают признаком усиленного обмена веществ между ядром и плазмой и, соответственно, признаком интенсивной деятельности клеток. Обе железы сливаются впереди в общий выводной проток, кутикулярная выстилка которого на одном участке сильно утолщается, образуя так называемую прядильную трубку. К наружным стенкам этой эластичной трубки прикрепляются мощные мышцы, действу-

щие антагонистически на сжимающиеся стенки канала и могущие расширять просвет трубки. Таким путем получается своеобразный зажим, при помощи которого регулируется толщина нити или производится образование самой нити. В самое начало общего протока открываются две добавочные железы, или железы де Филиппи.

У маленького отряда *Coroognatha* лабиальные железы и в имагинальном состоянии носят характер прядильных.

Физиология пищеварения. Пищеварение насекомых носит исключительно внеклеточный характер. Переваривание пищи начинается с деятельности слюнных желез, которые нормально выделяют диастатический фермент, действующий на углеводы еще во время пережевывания пищи или во время прохождения ее через сосательный хоботок. В отдельных случаях слюна может иметь и совершенно специальное назначение. Так, у кровососущих насекомых она, кроме слабого ядовитого действия, нередко препятствует свертыванию крови (у *Glossina*), содержит особый антикоагулин. Заглоченная пища накапливается в зобу и, в случае наличия жевательного желудка, дополнительно размельчается, иногда и фильтруется в последнем. Средняя кишка выделяет, главным образом, протеазы и липазы, гораздо реже (у пчел) диастатический фермент. В то же время в средней кишке совершается резорбирование пищи, доводимое до конца в задней кишке. Изредка у насекомых наблюдается и переваривание пищи вне кишечника. Уже у клопов и тлей, сосущих соки растений, слюна, вводимая в растение, переводит углеводы в растворимое состояние и тем облегчает втягивание их в хоботок. У личинок жуужелиц, мертвоедов, а особенно у личинок плавунцов секрет средней кишки поступает в переднюю, а оттуда выбрызгивается на пищу или даже внутрь добычи (у личинок плавунцов), приводя пищу в жидкое состояние. Наконец, у личинок *Miastor* слюна, выпускаемая из рта, служит важным средством для предварительного размягчения поедаемого ими дерева, так как растворяет клетчатку.

Общее о насекомых. Резюмируя все сказанное, мы видим, что пищеварительная система насекомых достигает значительной сложности строения передней кишки (образование зоба, жевательного желудка, наличие набора слюнных желез иногда весьма сложной структуры) при сравнительной простоте организации средней кишки. Единственным усложнением средней кишки является вытягивание ее в длину, наблюдаемое у многих насекомых. Зато, в противовес паукообразным, средняя кишка насекомых крайне редко образует какие-либо выпячивания. А если дивертикулы и образуются (пилорические отростки *Orthoptera*), то они обладают одинаковым с кишкой строением и никогда не достигают такой сложности дифференцировки, как печень у раков и паукообразных. Одного только строения кишечника достаточно для того, чтобы показать принадлежность *Branchiata* и *Tracheata*, действительно, к двум различным ветвям ствола членистоногих.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (Echinodermata)

Описание пищеварительной системы иглокожих правильнее всего начинать с класса морских лилий (Crinoidea), который в значительной мере сохранил древний, сидячий образ жизни данного типа животных.

Кишечник морских лилий (рис. 192) петлеобразно изогнут, так что рот и порошица сближены и находятся на одной и той же, а именно обращенной кверху оральной стороне тела. Рот помещается

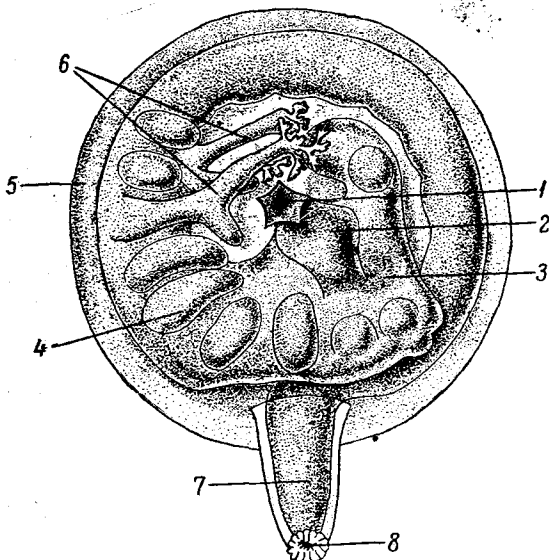


Рис. 192. Схема вскрытой морской лилии, вид с оральной стороны.

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — выпячивания желудка; 5 — стенка тела; 6 — печеночные diverticula; 7 — задняя кишка; 8 — порошица. (из Деляжа).

приблизительно в центре ротовой стороны и только у *Actinometra* сильно эксцентричен. Порошица всегда эксцентрична и помещается в одном из интеррадиусов на более или менее высоком анальном сосочке. Окруженный мягкой кольцевой губой рот ведет в пищевод, который спускается в аборальном направлении и впадает в желудок, делающий горизонтальный изгиб в направлении часовой стрелки. На одном своем конце желудок дает слепой вырост, на другом — продолжается в кишку, которая описывает петлю по направлению часовой стрелки и поднимается к анальному сосочку, где и переходит в короткую заднюю

кишку. От желудка отходят два слабо разветвленных небольших выроста, называемых *печеночными отростками*. Желудок и средняя кишка выстланы мерцательным эпителием с бокаловидными железистыми клетками. Пищей морским лилиям служат мельчайшие планктонные организмы (радиолярии, диатомовые водоросли), подгоняемые ко рту ресничками амбулакральных желобков.

У иглокожих, перешедших к свободноподвижному образу жизни, но еще вполне сохранивших пятилучевое строение (*Asteroidea*, *Ophiuridea*), кишечник изменяет свое положение, порошица перемещается в центр аборальной стороны, а кишечник выпрямляется между ртом и анусом.

Каким образом произошло в данном случае перемещение поро-

пищи, точно сказать трудно. В а т h e r (1900) подробно обсуждает вопрос о том, как в филогении Echinodermata произошел переход от сидячего образа жизни к ползающему. При этом он считает, что лилиеобразный предок Asteroidea и Ophiuridea наклонился на своем стебельке ротовой стороной к субстрату, после чего и произошло отрывание тела животного от стебелька. В таком случае анальное отверстие вместе с задней кишкой должно было переместиться у звезд и офиур из интеррадиуса ротовой стороны к центру аборальной. Мы встречаем у Echinodermata (см. далее об Echinoidea) подобные перемещения, но они в таком случае отражаются на строении скелета, оставляя за собой следы сдвига скелетных пластин и нарушая их нормальный порядок. У звезд и офиур дело идет, нам кажется, иначе, ибо никаких смещений скелетных пластин, указывающих на путь, проделанный порошицей, не наблюдается. У офиур и части звезд (Astropectinidae и др.) переход к ползающему образу жизни ознаменовался просто утратой анального отверстия. У большинства звезд мы считаем возможным предположить резкое внезапное изменение отношений кишечника во время метаморфоза, случившееся при переходе к ползающему образу жизни. Порошица сразу стала открываться на аборальном полюсе (подобно тому, как у Gastropoda, по данным французских авторов, сразу происходит асимметричное положение органов). В пользу этого говорит и утрата первичных рта и заднепроходного отверстия во время развития морской звезды. Таким образом анальное отверстие Asteroidea есть новообразование.

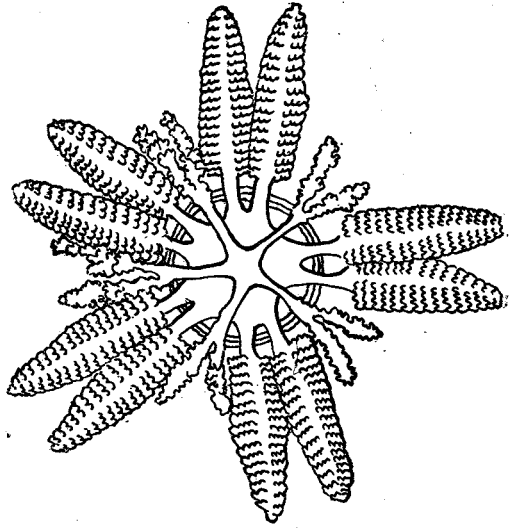


Рис. 193. Пищеварительная система *Culcita coriacea*;

видны короткие интеррадиальные дивертикулы желудка и длинные радиальные, или печеночные, дивертикулы желудка.

Рот Asteroidea окружен мягкой кольцевой губой и ведет в короткий, но широкий пищевод, который в свою очередь открывается в мешковидный желудок, занимающий почти весь диск звезды (рис. 193). Горизонтальным пережимом желудок обособляется на два отдела, оральный — простой, и аборальный, снабженный дивертикулами. Аборальный отдел посылает от себя в радиальных направлениях пять быстро раздваивающихся и снабженных короткими боковыми веточками пилорических дивертикул. Дивертикулы заходят в лучи до двух третей или трех четвертей их длины.

У *Brisingidae*, обладающих многочисленными, но очень тонкими лучами, дивертикулы не заходят в лучи дальше одной шестой или одной седьмой части всей их длины.

Эпителий дивертикулов состоит целиком из железистых клеток с буроватыми зернами; те же клетки имеются и в желудке, но в гораздо меньшем количестве.

У ряда звезд (*Culcita* и др.), кроме радиальных дивертикулов, имеется и пять пар значительно более мелких интеррадиальных такого же гистологического строения. От середины желудка вверх поднимается прямая кишка, снабженная парой небольших слепых выростов (гомологи водяных легких голотурий?). Порошица лежит почти в центре аборальной стороны, у некоторых звезд (*Porcellanaster* и др.) — на вершине довольно высокого, но узкого анального выроста.

Строение пищеварительного канала *Ophiuridea* необычайно просто. Широкий рот, окруженный кольцевой губой, ведет прямо в желудок, так как ясный пищевод отсутствует. Желудок мешковидный и состоит из центральной части и из десяти очень коротких выпячиваний, радиальных и интеррадиальных. Выпячивания происходят, собственно говоря, вследствие вдавливания в желудок половых сумок и сильнее развиты лишь у группы *Euryalae*. В лучи выпячивания не заходят. Прямая кишка и порошица отсутствуют.

Морские звезды — большие хищники, питающиеся, главным образом, моллюсками, а также морскими ракообразными, другими иглокожими и т. д. Главным, если не единственным местом выделения пищеварительных ферментов являются радиальные печеночные дивертикулы. Их сок быстро переваривает фибрин, превращая его в пептон (по *Chapman*), а также эмульгирует жиры и переводит крахмал в сахар. Водный экстракт дивертикулов дает явно щелочную реакцию и становится совершенно недеятельным при прибавлении слабой (0,2%) соляной кислоты. При скормливаниях звездам (*Asterias rubens*) моллюсков, окрашенных конгорот, краской индикатором, дающей при кислой реакции синюю, при щелочной — красную окраску, получается следующая картина (по *Raf*). Долгое время содержимое желудка и дивертикулов остается красным и только через 14 часов оно синее, указывая на кислотную реакцию. Таким образом протеолитический фермент звезд носит триптический характер. *Chapman* указывает, что сок дивертикулов энергично эмульгирует жиры и превращает крахмал в сахар, а по *Conheim*, также инвертирует сахар. Авторы отмечают, что кишечный эпителий *Echinodermata* богат заползающими в него фагоцитами, которые, быть может, принимают известное участие в переваривании пищи. Всасывание пищи происходит по более новым данным, не только в желудке, но и в радиальных дивертикулах, куда попадает полупереваренная пищевая кашица. Интересно, что у звезд непереваренные остатки крупных животных выталкиваются обратно через рот, а не уходят через порошицу.

Пищеварительный канал морских ежей (*Echinoidea*) и голотурий

(Holothurioidea) характеризуется прежде всего вытягиванием в длину: из мешчатчатого он становится трубчатым. Кроме того у этих классов кишечник отчасти принимает на себя и дыхательную функцию.

У правильных морских ежей (Regularia, рис. 194) рот и порошица помещаются в центре оральной и аборальной сторон, т. е. занимают то же положение, как и у Asteroidea. Рот, окруженный кольцевой губой, содержит пять долотовидных известковых пластинок — «зубов», входящих в состав аристотелева фонаря (стр. 186) и

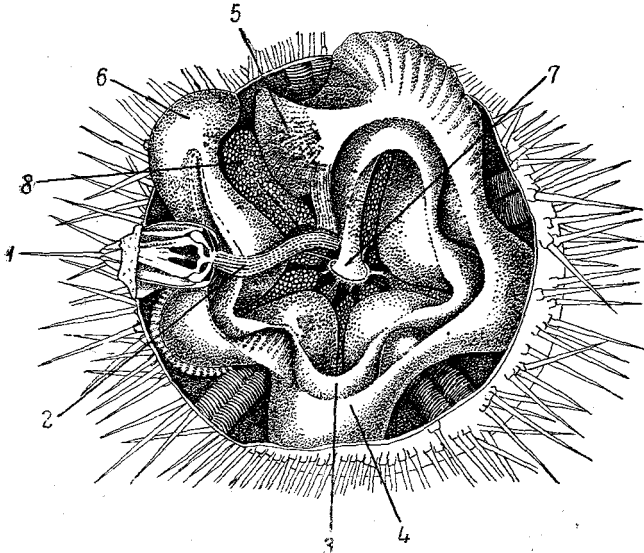


Рис. 194. Организация правильных морских ежей (Regularia), вид с ротового полюса.

1 — аристотелев фонарь; 2 — пищевод; 3 и 4 — средняя кишка; 5 — начало первой кишечной петли; 6 — конец первой кишечной петли; 7 — порошица; 8 — половые железы (из Д е л я ж а).

служащих для размельчения пищи. Рот ведет в пищевод, который сначала поднимается вертикально кверху, проходя сквозь аристотелев фонарь (рис. 195). Многие авторы выделяют начальную мускулистую часть пищевода под особым названием глотки. По верхней поверхности фонаря пищевод идет горизонтально к стенке тела, где он в области *III* радиуса переходит в среднюю кишку. Пищеводная трубка выстлана мерцательным эпителием, часть клеток которого имеет железистый характер.

Средняя кишка имеет вид длинной трубки, которая сначала идет изгибаясь по направлению часовой стрелки (если смотреть на животное с ротовой стороны) почти вокруг всего тела, после чего заворачивает и следует в обратном направлении опять-таки почти до области *III* радиуса; здесь средняя кишка поднимается косо кверху (к абор-

ральному полюсу) и переходит в короткую заднюю кишку. Эпителий средней кишки — мерцательный и на протяжении начальной петли ее содержит большое количество клеток, набитых окрашенными зернистостями. На основании этой гистологической черты De la g e (1903) начальную петлю кишки выделяет под названием желудка, что вряд ли целесообразно.

Задняя кишка коротка и обладает более толстыми стенками вследствие присутствия в них кольцевой мускулатуры.

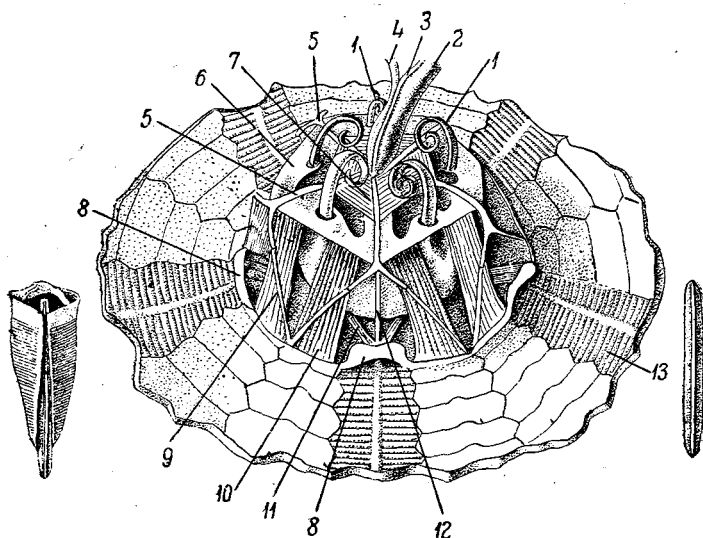


Рис. 195. Жевательный аппарат морского ежа *Toxopneustes* посреди вырезанной средней части ротовой поверхности панциря.

1 — основание зуба; 2 — глотка; 3 — сифон; 4 — известковый канал; 5 — скелетные вилочки; 6 — дуга одной из пяти отдельных скелетных пирамид; 7, 10 и 11 — мышцы; 8 — ушки (auriculæ) панциря; 9 — связки вилочек; 12 — радиальный канал амбулакральной системы; 13 — ампулы.

Слева зубная пирамида с зубом. Справа выделенный зуб морского ежа (из Ланга).

У большинства морских ежей средняя кишка снабжена дополнительной кишкой, или *сифоном*. Сифон представляет собой узкую трубочку, идущую параллельно с кишкой и как бы отщепившуюся от нее. Такое происхождение сифона доказывается, с одной стороны, тем, что он впадает в кишку обоими своими концами; кроме того у наиболее примитивных из правильных ежей, а именно у *Cidarida*, сифон еще не вполне обособился от кишечника, а образует лишь глубокую продольную борозду на его стенке. У правильных морских ежей сифон начинается у самого начала средней кишки, а кончается, не доходя до поворота назад начальной петли средней кишки. Сифон служит для проведения воды, попадающей в кишку вместе с пищей, и имеет дыхательную функцию (стр. 436 и 437).

Среди неправильных ежей (Irregularia) отряд Clypeastrida отличается от Regularia отсутствием сифона и перемещением порошницы по заднему интеррадиусу назад, к краю сплющенного по своей главной оси панциря.

У отряда Spatangida отличия от правильных ежей более существенны (рис. 196). Исчезают аристотелев фонарь и глоточный отдел пищевода, а рот становится эксцентрическим, перемещаясь по переднему радиусу к переднему краю тела. Узкий пищевод направляется назад, затем отгибается в сторону и переходит в среднюю кишку, которая описывает такую же двойную петлю, как и у Regularia.

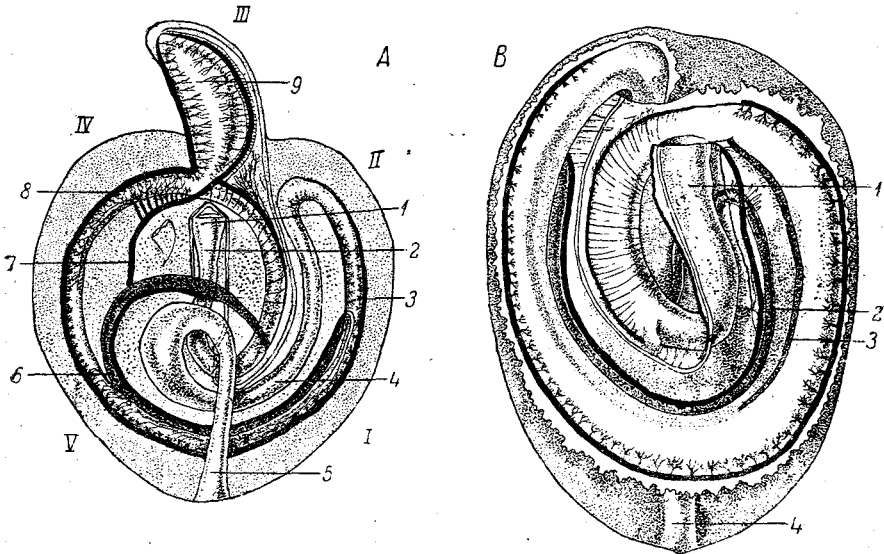


Рис. 196. Пищеварительная система неправильных морских ежей. А — *Spatangus*.

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — кишка; 5 — задняя кишка; 6 — сифон; 7 и 8 — внутренний и наружный кровеносные сосуды; 9 — слепой дивертикул кишечника.

В — *Brissus unicolor*.

1 — пищевод; 2 — сифон; 3 — добавочный сифон; 4 — задняя кишка (из Деляжа).

Достигая заднего интеррадиуса, кишечник в виде задней кишки направляется назад и открывается на краю тела порошницей наружу. Средняя кишка образует недалеко от своего начала большой слепой вырост железистого строения, выделяющий бурю пищеварительную жидкость. Сифон у Spatangida имеется, а у некоторых из них есть еще второй сифон, короче и тоньше главного.

Правильные ежи питаются преимущественно животной пищей, причем умеют при помощи своих амбулакральных ножек овладевать даже такими подвижными и крупными животными, как раки-богомолы (*Squilla*). Впрочем они питаются, повидимому, и морскими водорослями. Живущие на илистом грунте заглатывают в большом количестве ил, содержащий в себе органические остатки.

У класса *Holothurioidea* кишечник, вытянутый, как и у всех свободноподвижных иглокожих, между оральным и аборальным полюсами, образует на своем ходу одну петлю, в общем слабее выраженную, чем у морских ежей (рис. 197 и 287). Терминальный рот, лишенный всяких жевательных приспособлений, ведет в цилиндрический пищевод, который некоторые авторы называют глоткой. Пищевод

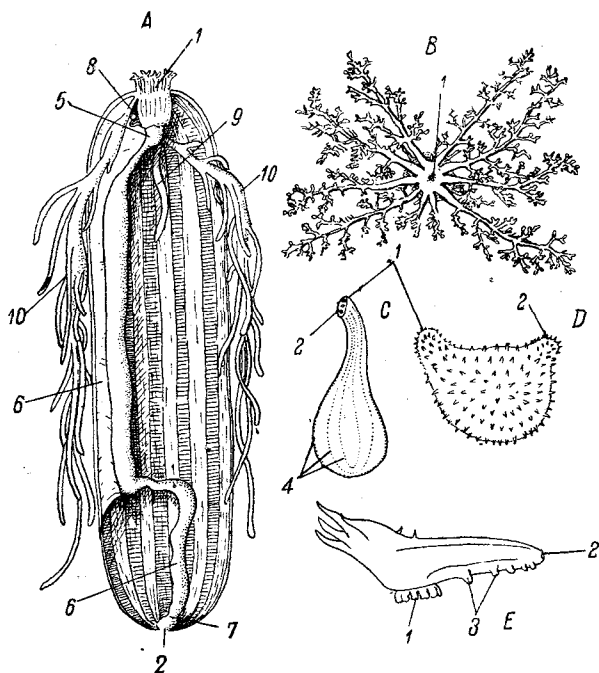


Рис. 197. А — *Synapta digitata*, вскрытая по срединной спинной линии; В — *Cucumaria pentactes*, околотротовой венчик щупалец при виде спереди; два коротких нижних щупальца служат для процеживания пищи в рот; С — *Rhopalodina lageniformis*; D — *Sphaerothuria bitentaculata*; E — *Peniagone wyliei*.

1 — рот; 2 — отверстие клоаки; 3 — амбулакральные ножки; 4 — изогнутые радиусы; 5 — пищевод; 6 — средняя кишка, прикрепленная к стенке тела мезентерием; 7 — задняя кишка; 8 — каменистый канал; 9 — полиев пузырь; 10 — гонада (из Бадера).

же едва заметной перетяжкой отделяется от весьма слабо обособленного желудка, богатого особыми булавовидными железистыми клетками и одетого более мощной мускулатурой; эпителий желудка без ресничек. За желудком начинается наиболее длинный отдел пищеварительного канала — кишка, эпителий которой часто бывает мерцательным. Пищевод, желудок и передний отдел кишки (вплоть приблизительно до конца второй трети тела) подвешены хорошо развитым спинным мезентерием к стенке тела в спинном интеррадиусе и образуют *первое нисходящее колено* кишечника. Затем кишка поворачивает вперед, переходит в левый латеродорзальный интеррадиус (причем за киш-

кой следует и подвешивающий ее мезентерий) и доходит почти до переднего конца тела, образуя *восходящее колено* кишечника. Здесь кишка вновь поворачивает назад, и вдоль правого брюшного интеррадиуса следует прямо к заднему полюсу голотурии. Это есть *второе нисходящее колено* кишечника. Как видно из описания, кишка не только делает петлю в передне-заднем направлении, но при этом и переходит последовательно из одного интеррадиуса в другие, вращаясь вокруг продольной оси тела. Если

смотреть на голотурию с орального полюса, то направление вращения совпадает с вращением часовой стрелки, т. е. оно таково же, как в первой петле кишечника морских ежей. Второе нисходящее колено кишки впадает в расширенную заднюю кишку, которая носит характер клоаки, так как у большинства голотурий в нее, кроме кишки, открываются и органы дыхания — водяные легкие (стр. 437). Клоака при помощи радиальных соединительнотканых и мышечных волокон соединяется со стенками тела. Эпителий клоаки и пищевода совершенно сходны с наружным кожным эпителием.

Отступления от типичного строения прежде всего наблюдаются в положении рта и порошицы. У части глубоководных *Aspidochirota* (*Peniagone*, *Elpidiidae*) рот и порошица, в связи с подошвообразным уплощением брюшной стороны тела, занимают явно вентральное положение, далеко отстоя от полюсов тела. У других голотурий (некоторых *Dendrochirota*, например *Psolus*) рот и порошица перемещаются на спинную сторону животного. Различный характер смещений объясняется разными типами питания: *Elpidiidae* ищут пищу в илу, тогда как *Psolus* ловит ее своими ветвистыми щупальцами в планктоне. Смещение порошицы по спинной стороне вперед достигает своего максимума у *Rhopalodina* (*Dendrochirota*), где рот и anus настолько облизнены, что лежат на одном и том же конце бутылковидного тела.

У безногих голотурий (*Apoda*) кишка является наиболее прямой и короткой, ибо восходящее колено почти не выражено (рис. 197). Однако эти отношения отнюдь не примитивны, они — результат вторичного упрощения, отразившегося у *Apoda* на целом ряде признаков.

Пищеварительных обособленных желез кишечник голотурий не имеет. Единственными дивертикулами его следует считать выпячивания клоаки, имеющие либо дыхательное (водяные легкие), либо защитное (кювьеровы органы) значение.

У голотурий найдены диастатический фермент и инвертин, тогда как каких-либо протеолитических ферментов до сих пор обнаружить не удалось.

Общее об иглокожих. Пищеварительный канал иглокожих в общем устроен сравнительно просто, о чем свидетельствует отсутствие ясно выраженной глотки и слюнных желез, отсутствие у большинства *Echinodermata* каких-либо жевательных аппаратов (кроме морских ежей) и пищеварительных дивертикулов средней кишки (кроме звезд и отчасти лилий). Усложнение кишечника замечается у морских ежей в виде сильного его вытягивания. Интересно, что вытягивание кишки у ежей и голотурий не сопровождается образованием пищеварительных дивертикулов. Первоначальный тип строения кишечника мы встречаем у сидячих *Crinoidea*, где в соответствии с образом жизни кишечник изогнут петлеобразно и порошица находится на том же полюсе, где и рот. Заслуживает внимания тот иллюстрируемый голотуриями факт, что аналогичный изгиб кишечника может осуществляться и при свободном образе жизни (в мягком грунте), примером чего служит *Rhopalodina*. Учитывая этот факт, можно думать,

что и у *Gephyrei* петлеобразно изогнутый кишечник возник без предварительной сидячей стадии жизни.

ТИП ХОРДОВЫХ (Chordata)

Кишечник низших хордовых характеризуется, главным образом, наличием в нем дыхательных приспособлений в виде жаберных щелей. Описание их, однако, найдет себе место в отделе об органах дыхания. В остальном кишечник низших Chordata представляет мало интересных особенностей.

ПОДТИП NEMICHORDA

Класс кишечнодышащих (Enteropneusta)

Вытянутая форма тела и свободноподвижный образ жизни определяют трубковидную форму кишечника Enteropneusta. Рот помещается не на переднем полюсе тела, а на границе хоботка и воротничка, на брюшной стороне тела; порошица занимает терминальное положение.

Начало кишечника на протяжении воротничка называется ротовой полостью. От нее на дорзальной стороне отходит вперед выпячивание *нотохорда*. В своем наиболее полном виде (у Spengelidae) нотохорд состоит (Willeу) из *шейки*, вздутой *средней части*, суженной *передней* части и еще более суженного проксимального *слепого* отростка. Последний найден только у Spengelidae и имеет крайне узкий, прерывистый просвет. Средняя часть может образовывать пару коротких боковых выпячиваний. Клетки нотохорда во многих местах сильно вздуты, носят до известной степени вакуолизированный характер.

Тот отдел кишечника, следующий за воротником, который пронизан жаберными щелями, van der Horst (1930) обозначает как *глотку*. Опоясанная по бокам частыми жаберными щелями глотка делится на дорзальный дыхательный и брюшной питательный отделы. Непродырявленная продольная спинная полоска кишечного эпителия называется *эпибранхиальной* полоской. У большинства Enteropneusta дорзальный и вентральный отделы глотки имеют приблизительно одинаковое развитие, однако у *Schizocardium* питательный отдел сводится к гипобранхиальной полоске клеток, лишь немногим более широкой, чем эпибранхиальная. Подробно о строении дорзального отдела говорится при описании дыхательной системы (стр. 438). Питательный отдел гистологически не отличается от стенок ротовой полости.

Следующий отдел кишки, соединяющий глотку с печеночной областью кишечника, по терминологии Horst обозначается как *пищевод* (рис. 198). У Ptychoderidae он имеет вид простой трубки, у других семейств он ясно распадается на два отдела. Передний обладает таким же строением, как вентральный, питательный отдел

глотки. В заднем отделе пищевода эпителий образует (например у *Dolichoglossus kowalevskyi*) два мощных латеро-вентральных валика и два менее развитых латеро-дорзальных, вследствие чего просвет

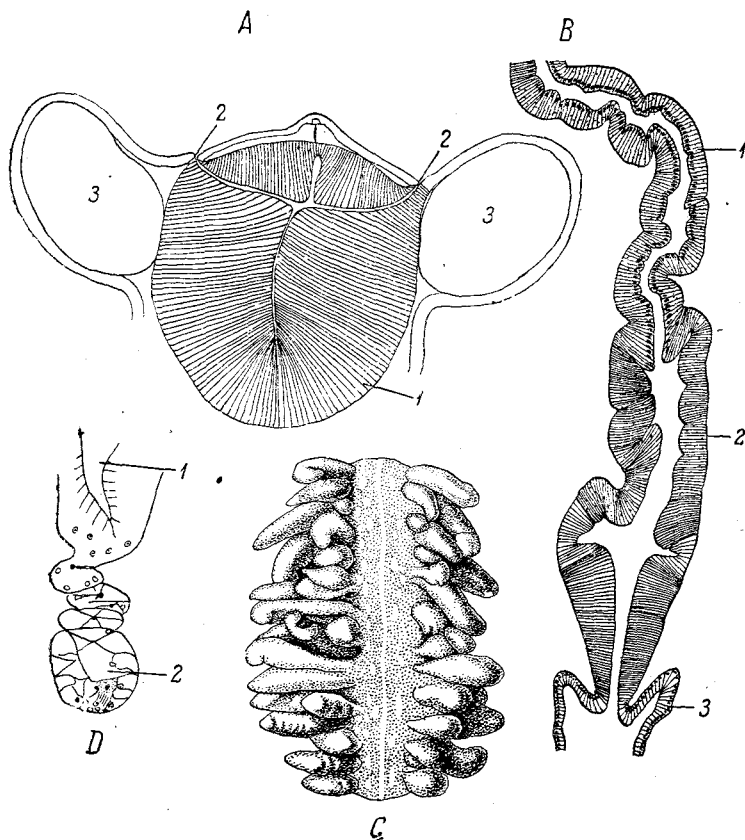


Рис. 198. А — *Dolichoglossus kowalevskyi*, поперечный разрез через задний участок пищевода.

1 — мускулистая стенка пищевода; 2 — спинные поры пищевода; 3 — гонады.

В — *Dolichoglossus pusillus*, продольный разрез пищевода.

1 и 2 — передний и задний участки пищевода; 3 — кишка.

С — *Schizocardium brasiliense*, кусок печеночного отдела кишки; D — *Glassobalanus ruficollis*, поперечный разрез через брюшную выпуклость заднего отдела кишки.

1 — просвет кишки; 2 — пилорхорд (А и С по Шпенгелю, В — по Ван дер Горст, D — по Вилли).

пищевода принимает крестообразную форму (рис. 198, А). Соответственно двум бороздам, образующим боковые ветви креста, в пищеводе имеется несколько (у разных видов четыре — шестнадцать) пар узких отверстий, сообщающих его с внешней средой. Значение этих отверстий остается невыясненным. Еще сложнее устроен пищевод

у Spengelidae, где задний отдел его обладает сильно складчатыми стенками (например у *Glandiceps*). У *Schizocardium* и *Glandiceps*, кроме вышеописанных отверстий заднего отдела пищевода, в переднем отделе тоже имеется несколько (иногда до шестидесяти), но, главным образом, непарных, дорзально расположенных отверстий, открывающихся на поверхности тела и иногда даже обведенных двумя скелетными полукольцами. За пищеводом следует печеночный участок кишки, занимающий до одной трети длины всего кишечника (рис. 198, C). У большинства Enteropneusta кишка образует многочисленные боковые печеночные мешочки, которые могут даже выпячивать стенку тела, придавая ей гофрированный характер. Они имеют либо вид сплюснутых в передне-заднем направлении мешков, либо очень многочисленных, неправильных пальцевидных выпячиваний. Очень часто печеночные мешки отличаются от остального кишечника иной окраской (бурой, зеленоватой); эпителий их в изобилии содержит железистые клетки.

Весьма интересно наличие в печеночном отделе *Glandiceps сифона*, т. е. узкого канала, лежащего дорзально от кишки и открывающегося в кишечник обоими своими концами. Длина сифона достигает 6 мм. Он безусловно отщепился от кишки, судя по *G. malayanus*, у которого сифон имеет еще вид глубокой продольной борозды, сообщающейся на всем своем протяжении с кишкой.

За печеночным следует просто устроенный, слегка изгибающийся абдоминальный участок кишечника, кончающийся короткой задней кишкой. У некоторых Enteropneusta на протяжении задней кишки имеется килевидный сплошной продольный брюшной вырост, наиболее ясный у *Glossobalanus* (рис. 198, D), наиболее редуцированный и прерывистый у *Ptychodera*. Этому выросту Willey придал опорное значение и называл его *пигохордом*. P. unnett с большим основанием толкует его как рудимент второго, заднего сифона.

Помещаемая рядом с кишечнодышащими небольшая группа Pterobranchia в строении кишечника обнаруживает мало сходства с Enteropneusta. Это различие, вероятно, в значительной мере объясняется колоннальным и сидячим образом жизни Pterobranchia, чем они очень напоминают мшанок. Пищеварительная система отражает это биологическое сходство. Действительно, кишечник Pterobranchia образует ясную дугу, загнутую, как у мшанок, в дорзальном направлении. Рот занимает то же положение, что у Enteropneusta, т. е. на границе хоботка и воротничка. Напротив, порошица сильно смещена и лежит недалеко позади рта на спине. Пищеварительный канал распадается на короткий и широкий пищевод, мешковидный желудок, поднимающуюся от него сверху тонкую среднюю кишку и сравнительно длинную заднюю кишку. У *Rhabdopleura* по бокам у входа в рот имеются две мерцательные бороздки, а у *Cephalodiscus* пищевод пронизан парой поперечных жаберных щелей, гомологами которых считаются вышеупомянутые бороздки. Судя по наличию в нем жабер, пищевод Pterobranchia по своему строению отвечает

совокупности ротовой полости и глотки Enteropneusta. От спинной стенки передней части пищевода отходит вперед непарное выпячивание из сильно вакуолизированных клеток — зачаток спинной струны (нотохорд). Как видно, за исключением наличия нотохорда и жаберных щелей, кишечник Pterobranchia обнаруживает одинаковый план строения с таковым мшанок.

В кишечнике самих Enteropneusta особенно бросается в глаза тенденция к образованию разного рода дыхательных приспособлений, либо сообщающих кишечник с внешней средой, либо облегчающих (или некогда облегчавших) прохождение воды вдоль кишки. В самом деле, кроме несомненно имеющих дыхательную функцию жаберных щелей глотки, мы находим в пищеводе две серии (переднюю и заднюю) открывающихся наружу канальцев. Кроме того, у части Enteropneusta имеется дорзальный сифон, а если верить толкованию P u n n e t t, то иногда и рудименты второго — заднего сифона (пигохорд). Можно думать, что сифоны, свойственные многим донным особенно же роющимся животным (Gephyrei, Echinu-rida, Echinoidea и др.), представляют собой древнее дыхательное приспособление, впоследствии заменившееся жабрами и принявшее рудиментарный характер. Если мы теперь припомним, что кишечник Enteropneusta образует печеночные выросты и нотохорд, то следует сказать, что пищеварительный канал представляет здесь очень пластичную и прогрессивную систему органов, таящую в себе многие и разнообразные потенции к развитию.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКОВ (TUNICATA)

В этом подтипе соединяются животные весьма различного образа жизни. С одной стороны, сюда относятся первично-плавающие формы, вроде аппендикулярий, личинок асидий, для которых предшествующий плавающему сидячий образ жизни неизвестен. С другой стороны, в состав оболочников входит большая группа сидячих асидий; наконец, повидимому, происшедшими от асидий следует считать некоторые формы (*Pyrosoma*, *Salpae*), вернувшиеся к свободно-плавающему образу жизни. Такие изменения в биологии оболочников безусловно отразились на их пищеварительной системе, хотя основной план строения ее одинаков во всем подтипе.

Рот у всех Tunicata занимает более или менее терминальное положение и лишен каких-либо органов размельчения пищи. Рот ведет в глотку, имеющую, как правило, большие размеры и прорезанную разным числом жаберных щелей. Проще всего глотка устроена у Appendiculariae, где она имеет вид вытянутого в продольном направлении мешка, открывающегося по бокам тела двумя округлыми жаберными щелями (рис. 199). По срединной брюшной линии проходит довольно короткая бороздка — эндостиль, выстланная несколькими рядами железистых клеток. У рода *Kowalevskya* эндостиль отсутствует и заменяется другим приспособлением (рис. 200). На потолке и на дне глотки два ряда крупных эпителиальных клеток приобре-

тают особенно сильное развитие и в виде двух частоколов отграничивают средний отдел глотки от двух боковых, прорезанных жаберными щелями. Палочковидные клетки частоколов покрыты ресничками. Поступающая в рот вода процеживается между палочками частокола и жаберными щелями, тогда как пища следует по среднему участку глотки в пищевод.

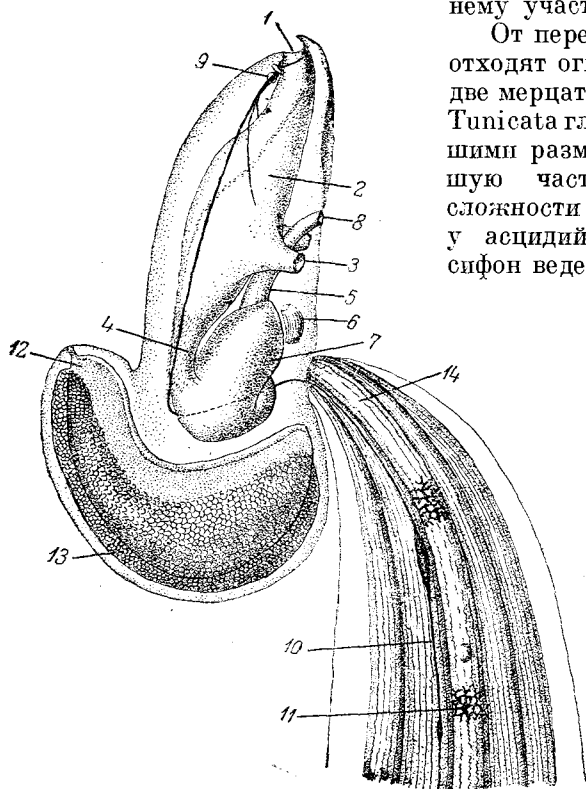


Рис. 199. Организация Appendiculariae, вид сбоку; изображена лишь передняя часть длинного хвоста.

1 — рот; 2 — глотка; 3 — жаберная щель; 4 — пищевод; 5 — кишка; 6 — сердце; 7 — желудок; 8 — порочидца; 9 — мозговой ганглий, посылающий от себя назад спинной нервный ствол; 10 — отдел ствола, залегающий в хвосте; 11 — ядра мышечных клеток хвоста; 12 — семенник с выводным отверстием; 13 — яичник; 14 — хорда (из Деляжа).

ный эндостиль. Стенки жолоба состоят из чередующихся рядов железистых и мерцательных клеток (рис. 201).

Спинная медиальная линия глотки занята наджаберной бороздкой, по левому краю которой пробегает спинной гребешок, — сплошной или состоящий из отдельных небольших отростков — язычков. Бороздка и гребешок выстланы мерцательным эпителием. От переднего конца эндостилиа отходят в дорзальном направлении две мерцательные дуги, огибающие глотку и сливающиеся над ней друг с дру-

От переднего конца эндостилиа отходят огибающие глотку кверху две мерцательные дуги. У прочих Tunicata глотка обладает еще большими размерами и занимает большую часть тела. Наибольшей сложности строения она достигает у асцидий. У асцидий ротовой сифон ведет сначала в ротовую полость с расположенным в ней венчиком коротких несекратимых щупалец. Щупальца образуют род горизонтальной решетки, через которую процеживается в глотку вода. Глотка имеет вид громадного мешка, подвешенного к ротовому сифону.

Боковые стенки глотки пронизаны большим количеством жаберных щелей, различным образом расположенных (см. Дыхательная система, стр. 440). Брюшная и спинная стенки глотки сплошные, причем вдоль брюшной стороны проходит желобовид-

гом. Дно глотки не продырявлено жабрами и содержит отверстие пищевода.

Глотка сальп (*Desmomyaria*) крупна и отделена от клоаки лишь тонкой косой перегородкой, с парой очень больших жаберных щелей, сообщающих полость глотки с полостью клоаки. Перегородка косо наклонена спереди и сверху назад и книзу. Рот ограничен двумя губами — спинной и брюшной. Эндостиль имеет характер глубокой бороздки со сложным гистологическим строением; он посылает от себя пару опоясывающих начало глотки мерцательных дуг. Интересную особенность обнаруживают оригинальные глубоководные сальпы (*Ostacnemidae*), принимающие форму плоской восьмиконечной звезды и напоминающие по виду медуз. Их рот смещен на одну из плоских сторон, тогда как отверстие клоаки лежит на противоположной плоской стороне. Стенка глотки у *Ostacnemidae* совсем не имеет жаберных отверстий.

Такое же, приблизительно, как у сальп, строение имеет и глотка боченочников (*Doliolum*), с той разницей, что задняя сторона ее пронизана значительным числом жаберных щелей, открывающихся в клоаку. Известную особенность строения обнаруживают лишь так называемые латеральные почки, формирующиеся на спинном столоне кормилки. Соответственно с назначением этих особей — питание как самой кормилки, так и медианных почек столона — латеральные почки обладают громадных размеров ртом, занимающим большую часть брюшной стороны тела.

Остальной кишечник устроен у всех *Tunicata* в главных чертах однотипно. Глотка, имеющая большей частью немерцательный эпителий, переходит в гораздо более узкий мерцательный *пищевод*, который расширяется в мешковидный *желудок*. Желудок значительно меньших размеров, чем глотка. От желудка берет начало тонкая кишка, которая лишь у *Appendiculariae* открывается прямо наружу порошицей. У всех прочих *Tunicata* кишка впадает в глубокое вмячивание стенки тела — *клоаку*, края которой у *Ascidiae* вытягиваются большей частью в горлышко — *клоакальный сифон*.

У *Appendiculariae* (рис. 199) кишечник загнут на брюшную сторону, и порошица лежит приблизительно посредине брюшной стороны туловища. У сидячих *Ascidiae* во время метаморфоза оседающей на дно плавающей личинки происходит перемещение многих органов, в результате которого как ротовой, так и клоакальный сифоны располагаются рядом, на свободном конце животного. Кишечник

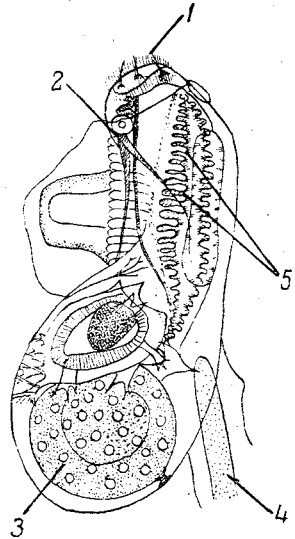


Рис. 200. Туловище и начало хвоста *Kowalevsky*.

1 — рот; 2 — мозг; 3 — слюнные железы; 4 — хорда; 5 — два ряда педильных крупных клеток в глотке.

железа, открывающаяся в желудок и приблизительно отвечающая печени других беспозвоночных. Она имеет большей частью древовидно разветвленный характер и стелется по стенке желудка, открываясь в него одним протоком. У некоторых асцидий (*Molgulidae*) эта железа принимает более массивный лопастной вид. У *Appendiculariae* пилорической железы нет. Лишь у некоторых глубоководных аппендикулярий (*Stegosoma* и *Megalocercus*) описывается непарное выпячивание желудка, быть может, отвечающее пилорической железе.

Слюнные железы у низших *Chordata* отсутствуют так же, как и у иглокожих. Это обстоятельство, быть может, имеет известное значение. С одной стороны, оно, быть может, указывает просто на известную филогенетическую близость этих двух групп *Deuterostomia*. С другой стороны, можно высказать предположение, что здесь следует видеть какое-то влияние вторичного характера рта и передней кишки *Deuterostomia*. Быть может вторичное возникновение передней кишки у *Deuterostomia* вызывает запаздывание в дифференцировке слюнного аппарата, который появляется у них чрезвычайно поздно (собственно лишь у рептилий) и то под давлением перехода к наземному образу жизни.

Общие соображения о пищеварительной системе

У различных типов беспозвоночных пищеварительная система испытывает ряд этапов усложнения. Наиболее низкий первый этап обнаруживают *Hydrozoa*, у которых вся кишка представляет собой гастральную полость гастролы, выстланную энтодермой, доходящей до краев рта. Второй этап мы имеем у всех прочих *Coelenterata* и у *Platodes*, где выпячиванием эктодермы по краям рта получается передняя кишка, а гастральная полость *Hydrozoa* становится лишь частью кишечника, а именно средней кишкой.

Третьим крупным этапом является приобретение задней кишки с заднепроходным отверстием, наблюдающееся уже у низших червей. Интересно, что границы этих трех наиболее крупных и важных этапов эволюции проходят не между, а внутри типов (среди типа *Coelenterata*, среди типа *Vermes*). Как правило, в пределах двух низших этапов кишечник может испытывать морфологические усложнения (увеличение вместимости и улучшение циркуляции пищи путем образования разветвлений кишки, увеличение всасывающей поверхности кишки посредством образования перегородок), но мало склонен к сложным гистологическим дифференцировкам (отсутствие печени, слюнных желез). Образование печеночных отростков кишечника некоторых сифонофор есть лишь исключение, подтверждающее правило.

Дальнейшее усложнение кишечника, начиная с червей, может быть разбито на несколько более мелких этапов, причем эти этапы более или менее независимы друг от друга, т. е. они могут наступать у разных групп либо одновременно и совместно, либо разновременно

и поодиночке. Один из этапов усложнения есть удлинение кишечника. Это усложнение является производным трех факторов: общего повышения организации данной группы (фактор филогенетический), характера питания (фактор биологический или физиологический) и образа жизни, свободноподвижного или прикрепленного (фактор биологический).

Мы можем сказать, что у червей (Nemertini, Nematodes, Annelides) кишечник прямой, т. е. короткий. Отступление от этого правила наблюдается лишь в редких, исключительных случаях (*Sternaspis* и некоторые другие). У червеобразных (Vermidea) кишечник остается на той же ступени морфологической дифференцировки, как у червей, но он изогнут в зависимости от сидячего (Bryozoa, Brachiopoda, Phoronidea) или роющего (Gephyrei) образа жизни.

Типичное удлинение кишечника, не зависящее от образа жизни и питания, начинается лишь выше червей. У жаберных Arthropoda кишечник вообще сохраняет выпрямленную форму, даже у сидячих групп (Cirripedia). Образование кишечником петли (*Chydorus*, Pseudoscorpionidea) встречается чрезвычайно редко. У низших Tracheata дело обстоит так же, но, начиная с Insecta, средняя кишка вытягивается и образует одну или более петель. Здесь вытягивание кишки есть признак общего усложнения организации данного класса.

Такое же вытягивание кишечника наблюдается в еще более общем масштабе у типа моллюсков. В данном типе, наоборот, вытянутый прямой кишечник относится к редким исключениям и встречается лишь у форм, отличающихся червеобразно вытянутым телом и чисто животной пищей (Amphineura Aplousophora). Какой-либо закономерности в смысле удлинения кишечника у Deuterostomia подметить не удастся. У низших хордовых кишечник прямой (Enteropneusta); в тех случаях, когда на него влияет сидячий образ жизни, в настоящем (асцидии) или в прошлом (сальпы), он делает сравнительно небольшой изгиб.

Другой тип дальнейшего усложнения заключается в дифференцировке желез передней кишки, преобладающая часть которых входит в категорию слюнных желез. Слюнные железы впервые появляются у низших червей (Platodes) в виде разбросанных железистых клеток, или в виде небольших пакетов таковых. У высших червей, а именно у Annelides, слюнные железы встречаются не всегда, но зато у многих представителей их (например *Travisia* и др.) достигают своей полной дифференцировки: пара больших, мешковидных, иногда складчатых желез с собственными протоками. У Vermidea слюнные железы отсутствуют. Среди Arthropoda намечаются две линии развития слюнных желез. У всех Branchiata, в особенности у раков, слюнные железы отсутствуют или имеют лишь весьма слабое развитие (большая часть паукообразных), и только у клещей слюнные железы достигают полного развития.

У Tracheata, уже начиная с Protracheata, слюноотделительный аппарат хорошо развит. Он дифференцируется, главным образом, из желез основания конечностей и у многих насекомых обнаруживает

большую сложность устройства и разнообразие функций (выделение паутины, ядов). У всех моллюсков слюнные железы прекрасно развиты, достигают иногда громадных размеров (*Dolium* и др.) и имеются в числе одной-двух пар. Все низшие хордовые и все Echinodermata совершенно лишены слюнных желез, уступая в этом отношении даже червям. У хордовых слюнные железы появляются лишь с Amniota, будучи вызваны к дифференцировке переходом позвоночных к наземному образу жизни.

Еще один этап усложнения кишечника обозначает развитие пищеварительных желез средней кишки. Эти железы имеют самое разно-

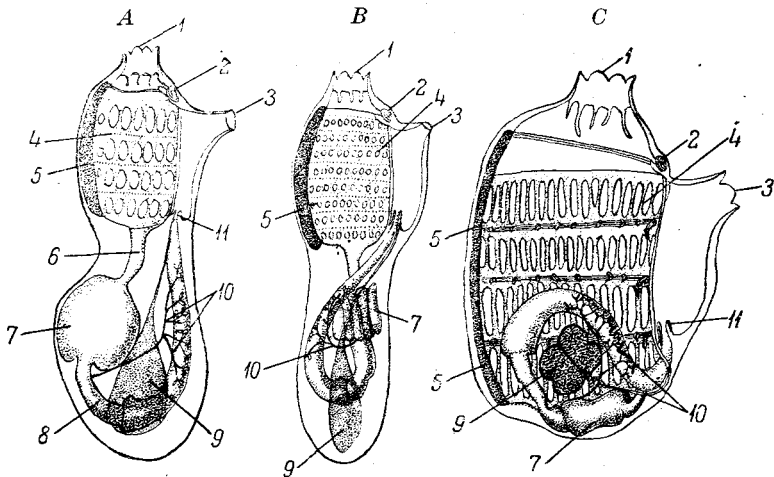


Рис. 202. Анатомия различных асцидий для показания пищеварительного канала; животные изображены с правого бока. А — кишка образует позади глотки простую петлю; В — кишка образует перекрученную петлю; С — кишка лежит почти на одном уровне с глоткой.

1 — ротовой сифон; 2 — глотка; 3 — клоакальный сифон; 4 — глотка с жаберными щелями; 5 — эндостиль; 6 — пищевод; 7 — желудок; 8 — кишка; 9 — гонада; 10 — печень и ее протоки; 11 — перикард (из Зелигера).

образное устройство и различные названия (печень, печеночные выросты, пилорические отростки и т. д.) и могут быть обозначены одним собирательным термином печени. Хотя в единичных случаях (*Aphrodite*) печеночные отростки имеются уже у кольцепов, дифференцировка печени начинается, собственно говоря, лишь с Arthropoda.

Исключение составляют только некоторые Vermidea, а именно класс Brachiopoda, представители которого обладают довольно большой печенью. Впрочем, это исключение не имеет слишком большого значения, ибо филогения, а значит, и высота организации Brachiopoda и большинства Vermidea вообще остаются еще крайне слабо выясненными.

Среди Arthropoda мы имеем две линии развития печени. Она имеется у громадного большинства Branchiata, достигая у мно-

гих из них (Crustacea Decapoda, Arachnoidea) очень сложного строения. У всех Tracheata печень отсутствует.

Тип Mollusca в громадном большинстве случаев характеризуется наличием и очень сложным устройством печени. Сильная редукция печени у некоторых небольших групп моллюсков (Amphineura Aplousophora) безусловно есть явление вторичное.

У Echinodermata и низших Chordata печень у большинства групп имеется, но (кроме Asteroidea) слабо развита. Однако у целого ряда классов Echinodermata (Ophiuridea, Echinoidea и Holothurioidea) печень вообще отсутствует. В общем печень развита у низших Deuterostomia слабо.

Указанные признаки усложнения могут комбинироваться друг с другом довольно прихотливо, как это можно видеть из приводимой ниже таблицы. В таблице не приняты во внимание отдельные исключения: всякий признак взят в том виде, в каком он встречается у громадного большинства представителей данной группы.

Приведенная таблица иллюстрирует, между прочим, и то обстоятельство, что наиболее высоко дифференцированным пищеварительным каналом среди всех рассмотренных нами форм безусловно обладают Mollusca. Все три признака усложнения строения имеются у моллюсков в наиболее развитом состоянии. Кишечник моллюсков стоит на несравненно более высокой ступени развития, чем у низших хордовых и чем у насекомых.

Группы животных	Удлинение кишечника	Слюнные железы	Печень
Platodes	—	+	—
Nemathelminthes	—	+	—
Annelides	—	+	—
Arthropoda Tracheata	+	+	—
Arthropoda Branchiata	—	—	+
Mollusca	+	+	+
Echinodermata	+	—	+
Chordata (низшие)	+	—	+

Передняя кишка с ее органами захвата и размельчения пищи не дает каких-либо интересных сравнительноанатомических закономерностей. Отметим лишь, что у низших Deuterostomia она устроена (за редкими исключениями — Echinoidea) значительно проще, чем у моллюсков, раков и даже части червей (Polychaeta, Hirudinea).

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

РАЗНЫЕ ТИПЫ ДЫХАНИЯ И ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Разные системы в разной мере чутко отвечают на изменения в окружающей среде. Мало чувствительной к воздействию внешних факторов является, например, центральная нервная система. Наоборот, органы дыхания чрезвычайно чувствительны по отношению к свойствам окружающей среды. Как самые органы, так и дыхательные процессы находятся в тесном соотношении со средой. Главная цель дыхательного процесса — это обеспечение тканям животного возможности к окислительным процессам путем доставления им кислорода. Процесс, сопутствующий вдыханию кислорода, или выдыханию, состоит в выделении накапливающейся в теле углекислоты. Кислород обычно забирается уже в готовом виде из окружающей среды, а именно из воздуха, — будет ли то непосредственно атмосферный воздух, или воздух, растворенный в воде. Такое дыхание принято называть аэробным. Однако есть животные, обладающие способностью добывать кислород путем расщепления некоторых содержащих его соединений. Среди Metazoa таковы многие внутренностные паразиты (Nematodes, вероятно также Trematodes и Cestodes). Все эти животные вынуждены к подобному косвенному добыванию кислорода своим пребыванием в среде не только бедной кислородом, но даже сплошь и рядом (кишечник хозяина) богатой восстанавливающими веществами. Это — анаэробное дыхание.

Аэробное дыхание в свою очередь разделяется на дыхание воздушное и водное.

В наиболее простых случаях животные совершенно лишены специальных органов дыхания. Кислород проникает осмотическим путем прямо через поверхность тела животного: или только через покровы, или также через стенки кишки (из проходящей через кишечник воды). Такой способ дыхания чаще всего встречается у следующих категорий животных: а) *Организмы очень мелкие*. Всякий газовый обмен для успешного своего осуществления нуждается в большой поверхности обмена. Поэтому-то мы увидим, что дифференцированные органы дыхания характеризуются присутствием дивертикулов, увеличивающих их поверхность. У организмов мелких отношение поверхности тела к его объему больше, чем у крупных, ибо с увеличением объема в кубе поверхность возрастает лишь в квадрате. Поэтому у мелких животных величина поверхности самого тела, без всяких дополнительных приспособлений, вполне достаточна для обслуживания газового обмена. Соответственно с этим мы в группах животных, типично обладающих органами дыхания, нередко встречаем отсутствие таковых у наибо-

лее мелких представителей (некоторые Entomostraca среди раков, некоторые клещи среди паукообразных). Потому же и личинки многих водных животных на молодых стадиях обходятся без специальных органов дыхания. б) *Организмы с нежными покровами*. Дыхание поверхностью тела наиболее выполнимо там, где эта поверхность достаточно проницаема для газов. Такая проницаемость встречается у многих планктонных животных с их стекловидно-прозрачным телом (медузы, Tomopteridae и Alciopidae из кольчатых, *Phyllirhoë* из Gastropoda, сальпы). Почти такими же нежными покровами обладают Turbellaria и Nemertini из донных форм, дождевые черви из наземных. в) *Эндопаразиты, живущие в бескислородной среде*.

Отсутствие специальных органов дыхания есть, кроме того, вообще признак низкой организации. Так, они получают широкое распространение, лишь начиная с высших червей.

Там, где имеются специальные органы дыхания, морфология их тесно связана с водным или наземным образом жизни. У животных с водным дыханием органы дыхания обычно подходят под одну общую категорию жабер. У животных с воздушным дыханием устройство данной системы более разнообразно (легкие, трахеи). В общем для обоих типов имеется один хороший отличительный признак, которому до сих пор не уделялось внимания. У водных животных органы дыхания устроены по типу более или менее длинных и разветвленных выростов и выпячиваний тела. Со столь же большим постоянством органы воздушного дыхания представляют собой глубокие и разветвленные впячивания тела. Таким образом, в виде общей характеристики можно сказать, что водные органы дыхания принадлежат к эвагинированному типу, воздушные — к инвагинированному. Объяснение этому можно искать в том, что водный тип первичен, а переход к воздушному дыханию влечет для эвагинированных органов опасность спадания и засыхания (что приводит к прекращению газового обмена). Поэтому, такие органы и заменяются повсюду инвагинированными, стенки которых смачиваются соками животного и никогда не подсыхают. Мало того, наблюдается тенденция к уменьшению входного отверстия в полость, становящуюся дыхательной (Pulmonata), для предохранения стенок ее от чрезмерного подсыхания.

Существующие из указанного правила исключения (водяные легкие Holothurioidea, анальные мешки Echiurida, анальные жаберы *Aeschna*) так малочисленны, что лишь подтверждают правило.

Зависимость органов дыхания от внешней среды особенно ясна у животных, меняющих место своего жительства. Правда, есть примеры (Pulmonata, возвращающиеся в водную среду), когда изменение среды не влечет за собой перемены органов дыхания. Но гораздо чаще животное, переходя в новую среду, тотчас приобретает и новые органы дыхания, утрачивая старые (переход к воздушному дыханию у Pulmonata, *Birgus*, Oniscidae). Многие водные личинки насекомых, правда, сохраняют трахеи, но утрачивают стигмы и дышат теми же

трахеями, но уже как водные животные, или при помощи наружных жабр или всей поверхностью тела.

ТИП ГУБОК (Spongia)

Губки лишены специальных органов дыхания. Можно думать, что поглощение кислорода происходит, главным образом, через стенки канальной системы, по которой постоянно струится ток воды, вызываемый биением жгутиков клеток энтодермы. О канальной системе губок смотри раздел об органах пищеварения (стр. 235).

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (Coelenterata)

Специальные органы дыхания отсутствуют. Дыхание происходит через поверхность тела, причем иногда можно найти приспособления, облегчающие этот процесс. Помимо наружной поверхности в дыхании участвуют стенки гастроваскулярной полости. У Anthozoa кишечник играет важную роль в дыхании, причем есть специальные аппараты, регулирующие смену воды в гастральной полости. У Octocorallia по одному краю щелевидной глотки имеется мерцательный желобок — *сифоноглиф*: вдоль него вода гонится внутрь кишечника, а по всей остальной поверхности глотки — наружу. У Hexacorallia имеется два сифоноглифа, по обоим узким краям глотки, функционирующие так же, как у Octocorallia.

У медуз ритмические сокращения зонтика, вероятно, служат не только для движения, но и для дыхания. Дыхательным приспособлением частного характера служат, судя по всему, субгенитальные ямки многих Scyphomedusae (*Aurelia* и др.). Под половыми железами на нижней стороне зонтика образуются глубокие эктодермальные впячивания, сообщающиеся с внешней средой. Вода из полости субумбреллы может поступать в эти впячивания, и таким образом облегчается аэрация зреющих половых продуктов.

ТИП ЧЕРВЕЙ (Vermes)

Подтипы плоских (Platodes) и круглых (Nemathelminthes) червей. У всех низших червей, считая в том числе и Nemertini, специальные органы дыхания отсутствуют. Лишь весьма редко встречаются приспособления, увеличивающие поверхность тела и могущие претендовать на значение дыхательных. Таковы многочисленные спинные сосочки турбеллярии *Thyzanozoön*.

Класс щетинконогих (Chaetopoda)

У высших червей мы впервые встречаемся со специализированными органами дыхания. Самые простые отношения имеются у Archianne-

lides, где дыхание происходит через поверхность тела, и дыхательные отростки отсутствуют. Polychaeta, как известно, обладают придатками двигательного (параподии) и чувствительного (антенны, пальпы) значения. У части полихет эти придатки сохраняют свою первоначальную функцию, и органов дыхания тоже нет (например часть Eunicidae). У большинства же Polychaeta двигательные и чувствительные придатки являются «основным фондом», частичным изменением которого образуются дыхательные органы типа кожных жабер. У Polychaeta имеется два типа жабер, отличающихся друг от друга локализацией и происхождением. Туловищные жаберы, метамерно расположенные, происходят за счет параподий и характеризуют собой свободноживущие формы. Головные жаберы локализованы на переднем конце тела, происходят чаще всего из пальп и встречаются у сидячих трубчатых форм.

В исключительных случаях, как, например, у аберрантной полихеты *Sternaspis*, длинные жаберные нити в большом количестве отходят от заднего конца тела.

Дыхательную роль жаберных выростов колец установил еще около ста лет назад Quatrefages (1848). Он впрыскивал в полость тела пиявки *Branchellion* светлоголубой осадок сернокислого железа и желтую кровяную соль, после чего наблюдал в жаберных придатках образование густой берлинской сини.

Функционированию жабер содействует не только их собственное устройство, но и некоторые дополнительные приспособления. Так, среди наружного эпителия многих Polychaeta разбросаны группы мерцательных клеток, биение ресниц которых способствует постоянной смене воды вокруг животного. Далее дается описание специальных дыхательных движений тела многих Polychaeta, так же способствующих газообмену в жабрах. Таковы ритмические волнообразные колебания тела у *Eulalia* и др.

Обладая видовым постоянством, жаберы нередко служат хорошим систематическим признаком при определении Polychaeta.

Туловищные жаберы чаще всего происходят из измененного спинного усика (cirrus) параподий (рис. 203) и содержат богатую сеть капилляров. Форма параподиальных жабер сильно варьирует, обнаруживая разнообразные адаптации к увеличению поверхности газообмена. Осязательные усики имеют обычно форму тонких неветвистых щупалец. Изменяясь в жаберы, усики могут уплощаться, превращаясь в пластинку (Polynoidae), или разрастаться и ветвиться. Так, у одних видов усики превращаются в целый куст отростков, торчащих либо от общего ствола, либо прямо от параподии (*Diopatra*, *Arenicola*); у *Heteronereis* усик вырастает и приобретает гребенчатый край — ряд выростов по одной стороне, у *Chloë julva* он дает два ряда отростков по бокам общей оси (рис. 203, C). Указанная для *Chloë* двоякоперистая форма жаберных придатков, повидимому, почему-то наиболее целесообразна, ибо, помимо Polychaeta, этот вид жабер распространен у самых разнородных групп животных (Mollusca, Pisces, Crustacea).

Общая черта кожных жабер та, что они обычно полые, содержат кровеносную сеть капилляров и обладают тонкими, нежными стенками. Смена воды вокруг жабер нередко ускоряется присутствием мерцательных клеток в их эпителии; для этой же цели служат иногда ритмические движения самих жабер (*Eunice kinbergi*, по Saint-Joseph).

У довольно многих Polychaeta (Glyceridae, Capitellidae и др.), одновременно с только что описанными жабрами или вместо них, образуются по бокам тела жабровидные выросты иного характера; они не содержат сети капилляров, но представляют собой выпячивания целома, наполненные целомической жидкостью. В отличие

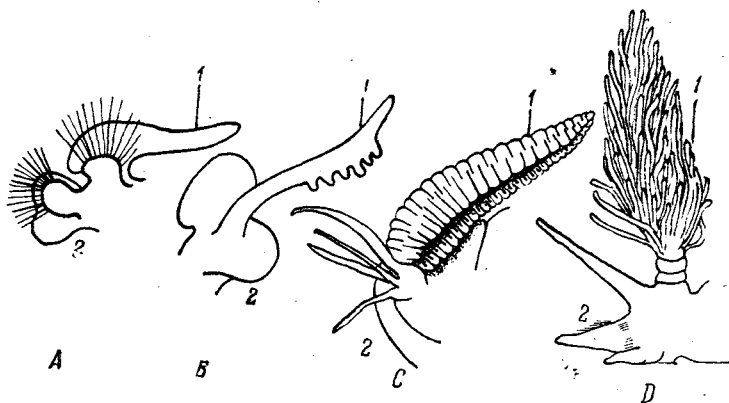


Рис. 203. Дыхательные придатки Polychaeta Errantia. A — *Aonipholia*; B — *Heteronereis oerstædii*; C — *Chloe fulva*; D — *Diopatra gallica*.

1 — жабры; 2 — пароподия (по Клапареду).

от настоящих кровяных жабер, их называют лимфатическими жабрами.

У трубчатых Polychaeta органы дыхания, по вполне понятным причинам, развиваются преимущественно на торчащем из трубки переднем отделе. У Terebellidae (рис. 204, C) здесь вырастают парные, древовидные, дихотомически ветвящиеся жабры, а кроме того — многочисленные нитевидные мерцательные щупальца, наряду с движением и осязанием, несомненно служащие и для дыхания. У Ampharetidae 3—4 передних туловищных сегмента образуют парные нитевидные жабры. У Sabellidae (рис. 204, E) пара головных пальцев разрастается и образует ветвистый султан жаберных нитей. Наконец, у Serpulidae по бокам рта выдаются 2—3 пары перисто разветвленных жабер (рис. 204, B). Одна из этих жабер может испытать дальнейшую специализацию и превратиться в крышечку для замыкания входа в трубку или в выводковую капсулу (*Spirorbis*).

Участие жабер в дыхании жаберносых Polychaeta доказывается опытами, выясняющими попутно и участие в этом процессе остального эпителия тела. Вонниол исследовал количество CO_2 , выделяемой цельным червем и червем, лишенным жабер. Для *Amphitrite* это количество равно, соответственно, 0,1 и 0,025 мг на грамм

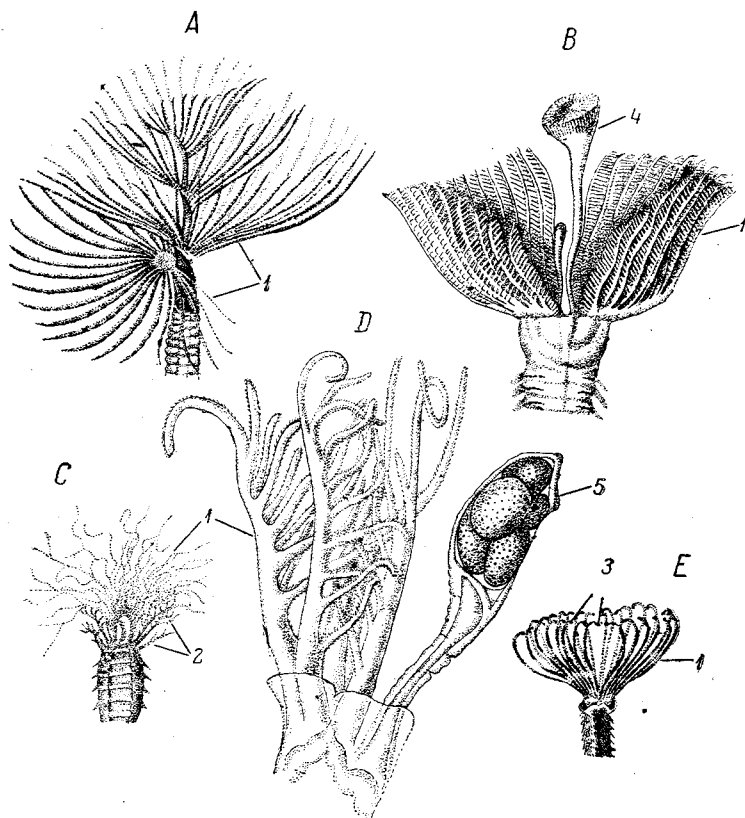


Рис. 204. Дыхательные головные придатки Polychaeta Sedentaria. А — *Spirographis spallanzanii* (Sabellidae); В — *Serpula vermicularis* (Serpulidae); С — *Lanice conchilega* (Terebellidae); D — *Spirorbis laevis* (Serpulidae); E — *Branchiomma vesiculosum* (Sabellidae).

1 — венец щупалец; 2 — жабры; 3 — глазки; 4 — крышечка; 5 — крышечка, видоизмененная в выводковую капсулу (из К ю н г е т а л я).

веса в час, для *Spirographis* — 1,10 и 0,75 мг, т. е. иногда в дыхании доминируют жабры, иногда же, повидимому, кожа. У *Spirographis* результаты были проверены и иным способом. Червь был вынут из трубки и (кроме жабер) хорошо смазан вазелином; при этом выдыхание CO_2 пало до одной четверти нормального.

Повидимому, у ряда Polychaeta имеется и кишечное дыхание, особенно при отсутствии жабер. У *Hesion*e наблюдалась сильная

васкуляризация слизистой оболочки кишечника и наличие двух выпячиваний желудка, содержащих в себе не пищу, а воду и газ. У *Capitella* ресничные клетки кишечника гонят воду от порошицы вперед до так называемой дополнительной кишки, или сифона (стр. 288), имеющей дыхательное значение.

Oligochaeta, как правило, не имеют особых органов дыхания. Лишь изредка среди них попадаются формы, обладающие дыхательными придатками, например *Dero* (рис. 205, *C*, *D*) — с венчиком

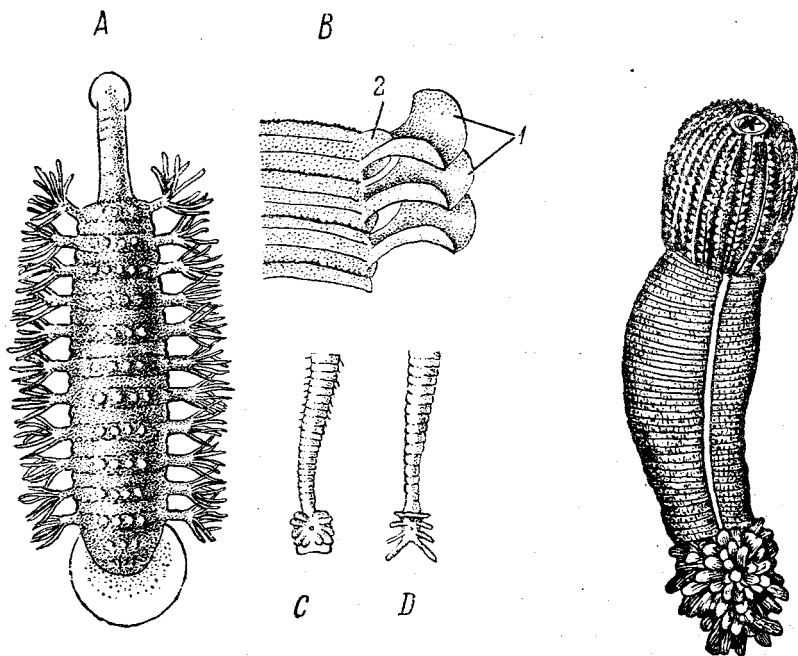


Рис. 205. *A* — *Ozobranchus jantseanus* с двумя рядами кустистых жабер по бокам тела; *B* — боковой участок *Branchellion torpedinis*.

1 — пластинчатые жабры; 2 — боковой сократительный пузырек.

C и *D* — задний конец тела *Dero* (*Oligochaeta*) с циркуманальным венчиком жабер.

Рис. 206. *Priapulus caudatus*; на заднем конце животного видны жаберные придатки. (из Догеля).

пальцевидных кожных жабер вокруг порошицы. У некоторых водных *Oligochaeta* имеются специальные дыхательные движения. Так, *Tubifex*, зарывающийся наполовину в ил, производит торчащей из грунта половиной тела частые бичеобразные взмахи, способствующие смене воды вокруг тела.

Класс пиявок (*Hirudinea*)

Специальные дыхательные органы составляют у пиявок большую редкость. Лишь у *Branchellion* и *Ozobranchus* имеются по бокам тела

3—7 пар кожных жабер, напоминающих туловищные жабры *Polychaeta*. У *Branchellion* они имеют вид кожных пластинок, у *Ozobranchus* жабры разбиваются на конце на 5 пальцевидных выростов, т. е. разветвлены (рис. 205, А, В).

У целого ряда пиявок (*Piscicola*, *Cystobranchus*, *Trachelobdella*) по бокам тела выпячивается несколько пар пульсирующих пузырьков, которые, однако, имеют большее отношение к кровеносной системе, чем к дыхательной, и будут описаны в соответствующем месте. В связи с отсутствием жабер у пиявок очень развивается система подкожных капилляров, ветвящихся в самом эпителии.

Класс эхиурид (Echiurida)

У Echiurida прежде всего имеется кожное дыхание, особенно на поверхности большого и покрытого мерцательным эпителием хоботка. Кроме того кишечник, повидимому, тоже несет дыхательную функцию. За это говорит наличие брюшного мерцательного сифона (стр. 293) и впадающих в заднюю кишку двух анальных мешков (стр. 539), напоминающих водяные легкие голотурий. Мешки достигают крупных размеров и сильно ветвятся, что говорит в пользу их дыхательной функции. Считается, что вода периодически вводится через порошницу в анальные мешки и сквозь тонкие стенки их отдает кислород в полостную жидкость животного.

Класс приапулид (Priapulida)

У одного рода (*Halicryptus*) особых органов дыхания нет, у другого (*Priapulus*) на заднем конце тела имеется большой непарный (реже парный) гроздевидный «хвост», играющий роль кожной жаберы (рис. 206). Хвост обладает тонкими стенками и содержит в себе продолжение целома.

ПОДТИП ЧЕРВЕОБРАЗНЫХ (VERMIDEA)

В общем можно сказать, что Vermidea лишены специальных органов дыхания. У мшанок и плеченогих имеется чисто кожное дыхание, осуществляемое в особенности через поверхность мерцательных щупалец. У *Gephyre* кожное дыхание ограничивается короткими мерцательными околотротовыми щупальцами, тогда как покровы всего остального тела являются слишком плотными для выполнения дыхательной функции. Зато имеется, повидимому, кишечное дыхание. Мощный мерцательный эпителий кишки гонит по глубокому продольному желобку воду от рта к порошнице, несмотря на наполнение песком остального просвета кишечника.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (Mollusca)

Основной орган дыхания моллюсков — жабры, и притом так называемые настоящие жабры, или ктении, имеющиеся обычно

в числе одной пары. Однако уже у многих водных моллюсков они могут исчезать, и дыхание становится кожным или ктениида заменяются вторичными, адаптивными жабрами. У большинства наземных форм, дышащих воздухом, жабы обоих сортов заменяются легкими. Органы дыхания, кроме адаптивных жабер, располагаются в мантийной полости.

Класс боконервных (Amphineura)

У Plасophora (рис. 207, А, В) жабра состоит из плоской оси и сидящих на ней двух рядов жаберных лепестков; жабы перистые. Полость жаберной оси и ее лепестков пронизана многочисленными пересекающимися ее опорными перекладинами. Эпителий всей жабы мерцателен, причем особенно длинными ресничками усажена ось

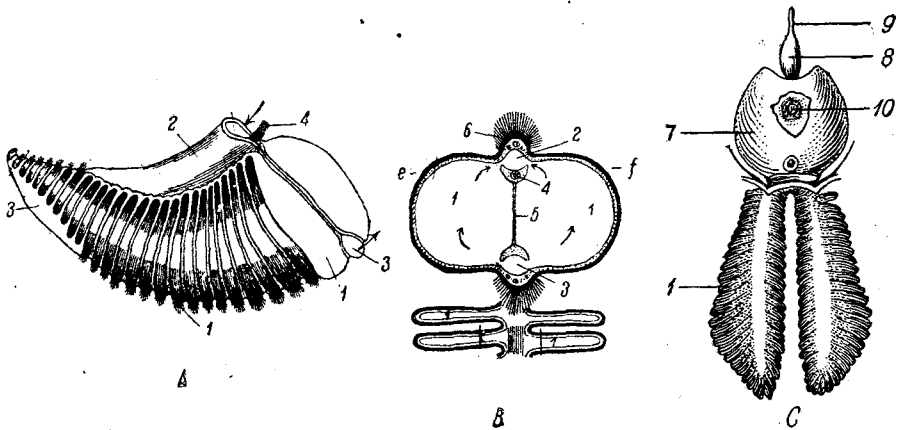


Рис. 207. Ктениида Amphineura. А — жабра *Chiton*; В — поперечный разрез жабы *Chiton*, прошедший через ось и пару лепестков; С — сердце и жабы *Chaetoderma nitidulum*.

1 — жаберные лепестки; 2 — приносящий сосуд жабы; 3 — уносящий сосуд; 4 — продольный мускул жабы; 5 — продольная перегородка, проходящая по жаберной оси; 6 — краевые валики жаберной оси, усаженные длинными ресничками; 7 — сердце с его передним вздутием (8); 9 — аорта; 10 — поперечный разрез через мышцу (из Жанга).

жабы. Одним своим узким краем жабра обращена к мантии, другим — к ноге. Вдоль этого последнего пробегает приносящий жаберный сосуд с венозной кровью, а по другому краю выходит из жабы уносящий сосуд с артериальной кровью. Ток крови из приносящего сосуда заходит по сосудистым веточкам в жаберные лепестки, окисляется в их капиллярной сети, а затем уже в окисленном виде покидает жабу по уносящему сосуду.

Жабы Plасophora лежат по бокам тела в желобовидной мантийной полости, окаймляющей основание ноги. Число жабер, в отличие от других моллюсков, велико и сильно варьирует от шести (*Lepidopleuridae*) до восьмидесяти восьми (*Acanthopleura spinosa*). Имеется несколько типов расположения жабер (рис. 208), подробно

разобранных Plate (1901) и Pelseener (1906). Первый главный тип расположения — *аданальный*, при котором задние жабры лежат на уровне порошицы.

Тип этот делится на две категории: если жабры занимают всю боковую линию тела, то расположение их *голобранхиально*, если же жабры сосредоточены в задней половине мантийной полости, то расположение *меробранхиально*.

Второй главный тип, *абанальный*, содержит виды, у которых задние жабры расположены не на одном уровне, а явственно впереди порошицы; в этом типе тоже различают голобранхиальные и меробранхиальные формы.

Pelseener, кроме того, придает большое значение месту нахождения самых крупных жабер (жабры могут быть разной величины). Обыкновенно величина жабер возрастает спереди назад; при-

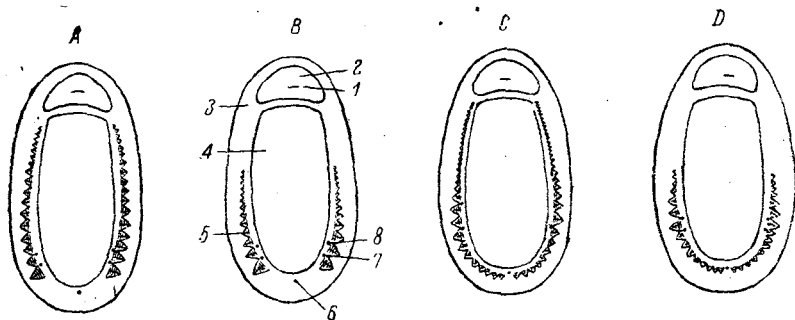


Рис. 208. Схема расположения жабер у Placophora. А — голобранхиальный аданальный тип; В — меробранхиальный абанальный тип; С — голобранхиальный аданальный тип; D — меробранхиальный аданальный тип.

1 — рот; 2 — морда; 3 — мантия; 4 — нога; 5 — жабры; 6 — порошица; 7 — отверстие почек; 8 — половое отверстие (из Ланга).

том во втором, абанальном типе, такое возрастание идет вплоть до последней жабры, которая наиболее велика; она лежит позади нефрициального отверстия. В аданальном типе за этой максимальной жаброй располагается несколько менее крупных жабер, доходящих до порошицы. Обычно вместо одной самой крупной можно заметить три — четыре почти одинаково крупные жабры.

Среди всех расположений авторы склонны считать наиболее примитивным *абанальное меробранхиальное*. При этом, указывая на всегда более крупные размеры первой постнефрициальной жабры, Plate считает, что эта пара жабер самая древняя. Отсюда ряд жабер, параллельно с увеличением размеров животного (меробранхиальность свойственна преимущественно мелким формам), распространялся кпереди, а потом и кзади. Это рассуждение имеет значение при морфологической оценке жабер Placophora. По одному воззрению, эти жабры гомологичны ктенидиям, или настоящим жабрам прочих моллюсков. За это говорит сходство в строении и присут-

ствие у основания каждой жаберы органа чувств, напоминающего осфрадий ктенидиев. P e l s e n e e r полагает, что ктенидиям отвечает только первая постнефридиальная пара жабер, тогда как все прочие суть новообразования, как видно из их меньших размеров и более поздней закладки во время развития. Наконец P l a t e вообще отрицает их гомологию ктенидиям, считая все жаберы P l a s o p h o r a адаптивными. В пользу этого, по его мнению, говорит полное сходство всех жабер P l a s o p h o r a между собой, вариация протяженности ряда жабер и случаи неполного соответствия числа жабер на правой и левой сторонах тела одной и той же особи животного. Настоящие ктенидии P l a s o p h o r a, по мнению P l a t e, имелись в числе одной пары и потом исчезали.

Мы расходимся со взглядами обоих исследователей. Во-первых, мы считаем, что все жаберы P l a s o p h o r a — настоящие ктенидии. Это доказывается не только сходством в строении и наличием осфрадиеподобных органов у *Lepidopleuridae*, но и положением жабер в мантийной полости, которое характерно для ктенидиев. Далее мы думаем, что наиболее примитивно *аданальное голобранхиальное* расположение жабер, т. е. их многочисленность. Сначала по бокам ноги имелось большое количество одинаковых мелких ктенидиев. Затем первая постнефридиальная пара начала специализироваться и гипертрофироваться, тогда как параллельно с этим ряд жабер укорачивался и число их уменьшалось. Общее направление эволюции носит характер ясной олигомеризации и должно было привести к единственной паре ктенидиев прочих моллюсков. Такой ход развития, от менее дифференцированного к более специализированной паре ктенидиев, кажется наиболее естественным.

Второй отряд боконервных, *Aplасophora*, состоит из упрощенных червеобразных животных с редуцированной раковиной, ногой и с отодвинутой на задний конец тела маленькой мантийной полостью. У *Chaetoderma* (рис. 207, C) в ней еще имеется по бокам порошницы пара перистых жабер. У *Neomeniidae* и *Proneomeniidae* дыхательную функцию имеет венчик радиально расходящихся кожных складок в стенке клоаки. Наконец у части *Parameniidae* специальных органов дыхания нет вообще. Н e a t h (1905) жаберы *Chaetoderma* гомологизирует с ктенидиями P l a s o p h o r a. Немецкие авторы расценивают и жаберы *Chaetoderma* и все складчатые валики в клоаке *Aplасophora* как новообразования, не имеющие ничего общего с жабрами P l a s o p h o r a.

Класс брюхоногих (Gastropoda)

Это класс глубоко интересный и по разнообразию органов дыхания и по вариациям самого способа дыхания, — то водного, то воздушного, то смешанного. Более примитивные и исходные формы дышат при помощи одной пары настоящих ктенидиев, устроенных вполне по типу двоякоперистых жабер *Amphineura*.

Это мы встречаем у наиболее примитивных переднежаберников, а именно у *Diotocardia Zygobranchia*. Таковы *Fissurellidae* с двумя

свободными, одинаково развитыми, двоякоперистыми ктенидиями. Однако уже здесь приводящим краем своей оси (стр. 391) жабра может отчасти срастаться со стенкой мантийной полости: ряд *Puncturella*, *Fissurella*, *Emarginula* (рис. 209, А). У древнего рода *Pleu-*

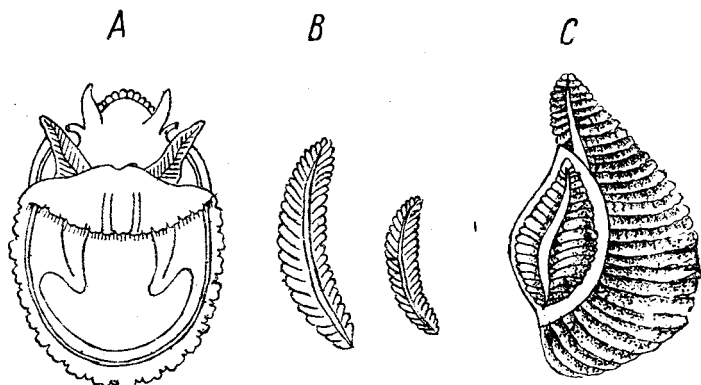


Рис. 209. А — *Submarginula* со снятой раковиной, вид сверху; мантийная складка отогнута назад;

В — *Haliotis* — пара ктенидиев, правый значительно меньше левого;

С — ктенидий и осфрадий левее ктенидия *Velutina undata* (*Monotocardia*) (А — из Ланга, В — оригинал, С — по Однеру).

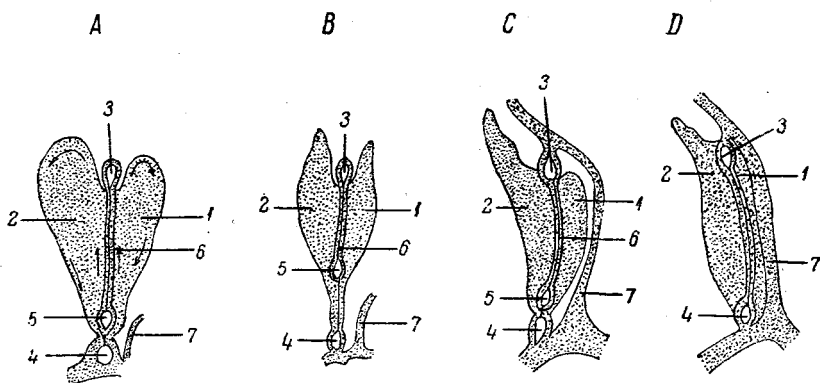


Рис. 210. Поперечные разрезы через ктенидии Prosobranchia, проходящие во всех случаях через одну пару жаберных лепестков. А — *Fissurella*; В — *Haliotis*; С — *Trochus*; D — *Monotocardia*.

1 и 2 — наружный и внутренний жаберные лепестки; 3 — приносящий жаберный сосуд; 4 — уносящий жаберный сосуд; 5 — специальный сосуд жаберных лепестков; 6 — ось жабры; 7 — стенка мантийной полости (из Ланга).

rotomaria, в связи с начинающимся регрессом правой стороны мантийного комплекса (см. об асимметрии Gastropoda), правая жабра слегка меньше левой. У *Haliotis* (рис. 209, В) это различие уже сильнее и, кроме того, жабра по всей своей длине прирастает краем к стенке мантийной полости.

У всех прочих Gastropoda сохраняется лишь один левый ктенидий (рис. 210), да и тот может редуцироваться. У только что описанных Zygobranchia оба ряда лепестков каждого ктенидия развиты совершенно одинаково. То же мы имеем и у одножаберных *Astaea* (Docoglossa) и у Valvatidae из Monotocardia Taenioglossa. Однако у всех одножаберных Azygobranchia, Trochidae, Turbinidae, Neritidae жабра прирастает к стенке мантийной полости не одним, а обоими своими краями. Вследствие этого один из рядов лепестков (брюшной) свободно свешивается в мантийную полость, тогда как другой стеснен в узкой полости, получившейся между приросшей своими краями осью жабры и между стенкой мантийной полости;

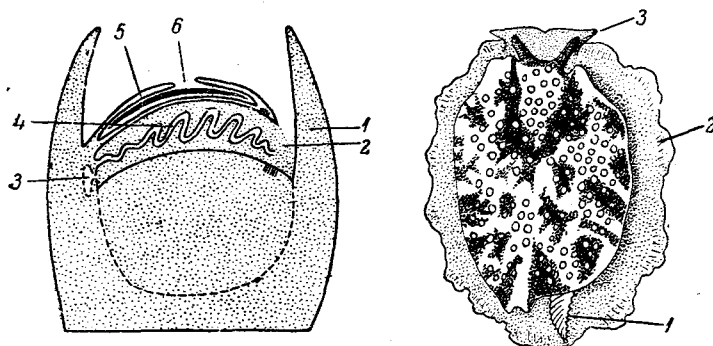


Рис. 211. Справа — *Oscanius tuberculatus* (Opisthobranchia).

1 — ктенидий; 2 — край ноги; 3 — ринофоры.

Слева — схематический поперечный разрез через *Aphysia* (Opisthobranchia).

1 — боковые выросты ноги (parapodium); 2 — мантийная полость; 3 — почка; 4 — ктенидий; 5 — прикрывающая внутреннюю раковину (6) складка мантии (из Кюкенталя и Ланга).

вполне понятно, что при таких условиях спинной ряд лепестков сильно редуцируется. Наконец у всех Monotocardia (кроме Valvatidae) лепестки спинного ряда исчезают совсем, и жабра этой стороной прирастает вплотную к стенке мантийной полости (рис. 210, D). Такие жабры называются *пектинатными*, или гребенчатыми. Каждый лепесток может для увеличения своей поверхности давать небольшие побочные выросты.

Наконец среди Opisthobranchia почти все Testibranchia (рис. 211) дышат одним левым ктенидием еще более простого устройства: он представляет собой простую пластинку, складчатую в поперечном направлении, так что выпуклостям одной стороны отвечают вогнутости другой; это ктенидий *пликатного* типа.

Насколько важное значение для увеличения поверхности жабер имеет их перистый или гребенчатый характер, видно из того, что, например, *Murex*, весящий всего 9 г, имеет общую поверхность жабры в 21 см².

Вторую категорию Gastropoda образуют такие формы, у которых, наряду с ктенидием, в дыхании могут принимать участие и другие части поверхности тела. Так, у некоторых Асмаеиде (Scuria) и Pteropoda (Pneumoderma), кроме ктенидия, есть кожные складки либо на внутренней стенке мантийной полости, либо на заднем конце тела; их можно считать адаптивными жабрами. Развитие мантийного дыхания в таких случаях объясняется, вероятно, начинающейся редукцией ктенидия. Такой находящийся на пути

к регрессу ктенидий у довольно многих Gastropoda совсем исчезает, дыхание же обслуживается иными путями. В одних случаях адаптивные жабры развиваются еще сильнее. Так, у Patellidae по всему краю мантии развиваются многочисленные отростки, или складочки. Особенно сильно развитие адаптивных жабер у Opisthobranchia Nudibranchia (рис. 212). Здесь они или тоже имеют вид складок и отростков по краю мантии, или же образуют венчик изящных перистых выростов вокруг порошицы (Dorididae). Совершенно особый характер носят так называемые serata Aeolididae, т. е. щупальцевидные выросты спинной стороны тела с заходящими в них печеночными отростками. Им часто приписывают, кроме того, дыхательное значение.

Другая возможность — это переход дыхательной функции к свободной поверхности мантии или даже всего тела, к утрате ктенидия. Эта возможность воплощается у целого сем. Lepadidae из Docoglossa, у Firoloidea из Heteropoda, у Clione и Halopsyche среди Pteropoda, у Phylliroë и Limapontia из Nudibranchia. Все это формы, лишенные органов дыхания.

Далее, у целого ряда Gastropoda, принадлежащих к разным группам их, шло более или менее полное приспособление к наземному образу жизни и к воздушному дыханию. Так, два до известной степени параллельных ряда приспособлений мы встречаем у Azygobranchia и Monotocardia Taenioglossa. Среди первых в сем. Neritidae род Nerita типично морской, и только N. lineata заходит в солоноватую воду устьев рек, Neritina уже заселила пресную воду,

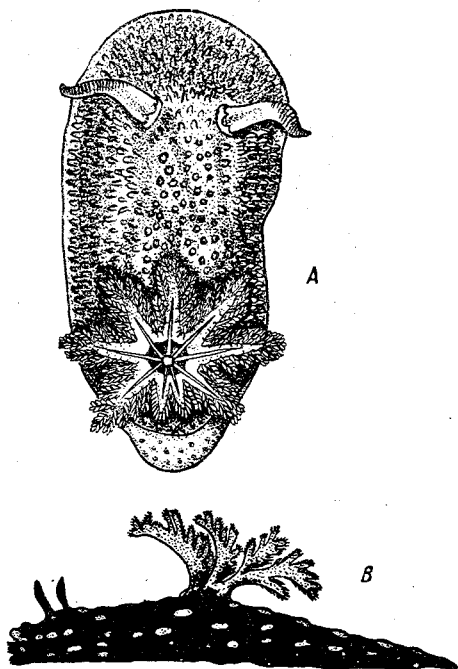


Рис. 212. Nudibranchia с адаптивными жабрами. А — *Acanthodoris pilosa*, со спины; В — *Nembrotha nigerrima*, сбоку (из Бронна).

а иногда встречается в большой сырости и на воздухе. *Neritodryas* вышла вполне на сушу и встречается даже далеко от воды на деревьях. Наконец все сем. *Helicinidae* целиком становится наземным. Такие же отношения мы находим и среди *Taenioglossa* у сем. *Littorinidae*. Разные виды морского прибрежного рода *Littorina* в разной мере приспособляются к жизни вне воды. Так, *Littorina littorea* держится обычно под водой, а во время отлива — в оставшихся после прилива лужах; *L. obtusata* свободно ползает на выставившихся из воды растениях, а *L. rudis* все время остается на границе прилива, так что захватывается лишь самыми высокими волнами. Наконец некоторые тропические виды, по Соокке, ползают даже на деревьях и выдерживают до четырех месяцев без воды. Pelseener (1894) описывает сопровождающие эти перемены морфологические изменения. Прежде всего, жаберные лепестки уменьшаются в высоте и незаметно продолжают в наполненные кровеносными сосудами складочки внутренней стенки мантии (*L. littorea*). Далее, эта система древовидных складочек распространяется на всю верхнюю стенку мантийной полости, а от ктенидия остается только передний кончик (*Cerithidea obtusa*), или даже он вовсе исчезает (*Helicinidae* из *Azygobranchia*, *Cyclostomatidae* и *Aciculidae* из *Taenioglossa*).

Есть, однако, и такие *Prosobranchia*, у которых земноводный образ жизни обеспечивается двумя параллельно функционирующими органами водного и воздушного дыхания, — это сем. *Ampullariidae* (рис. 213, А) из *Taenioglossa*. У них мантийная полость делится неполной горизонтальной перегородкой на верхнюю легочную часть и нижнюю, в которой лежит функционирующий ктенидий. Для вдыхания воздуха в верхний отдел мантийной полости служит особенный трубковидный вырост края мантии — сифон. Однако у всех *Prosobranchia* приспособление к наземному образу жизни не касается характера сообщения мантийной полости с внешней средой; сообщение это сохраняет вид длинной щели.

У отряда *Pulmonata* воздушное дыхание является правилом, и мантийная полость превращается в легочную. Край мантии почти на всем протяжении сростается со стенкой тела, так что от мантийной щели остается лишь небольшое дыхательное отверстие. На внутренней стенке легкого развивается необычайно богатая сеть сильно васкуляризованных складок. Мантийная полость *Pulmonata* большей частью лежит ближе к переднему концу тела — *прозопневмонные формы*. Однако целый ряд видов (*Testacella* и др.) испытывают смещение мантийной полости назад — *опистhoneвмонные формы*. Интересно, что многие *Pulmonata* (большинство *Basommatophora*) проделали вторичное изменение образа жизни и вернулись к водному, а именно пресноводному обитанию; некоторые же вернулись и в море (*Gadinia*, *Siphonaria*, наполовину ушел в море *Onchidium*). Большая часть ушедших в воду *Pulmonata* удержала легкие и дышит воздухом, который моллюски набирают, периодически поднимаясь на поверхность воды. У других, каковы *Amphibola*, *Chilina*, *Gadinia*, глубоководный *Limnaea abyssicola* Же-

невского озера, легочная полость заполняется водой. Значит, воздушное дыхание перешло в водное без изменения самого органа дыхания. Однако у *Chilina* и *Gadinia* стенки легкого становятся гладкими, что показывает на развитие у этих форм общего кожного дыхания. У *Ancylus* и у наполовину морского *Onchidium* легочная

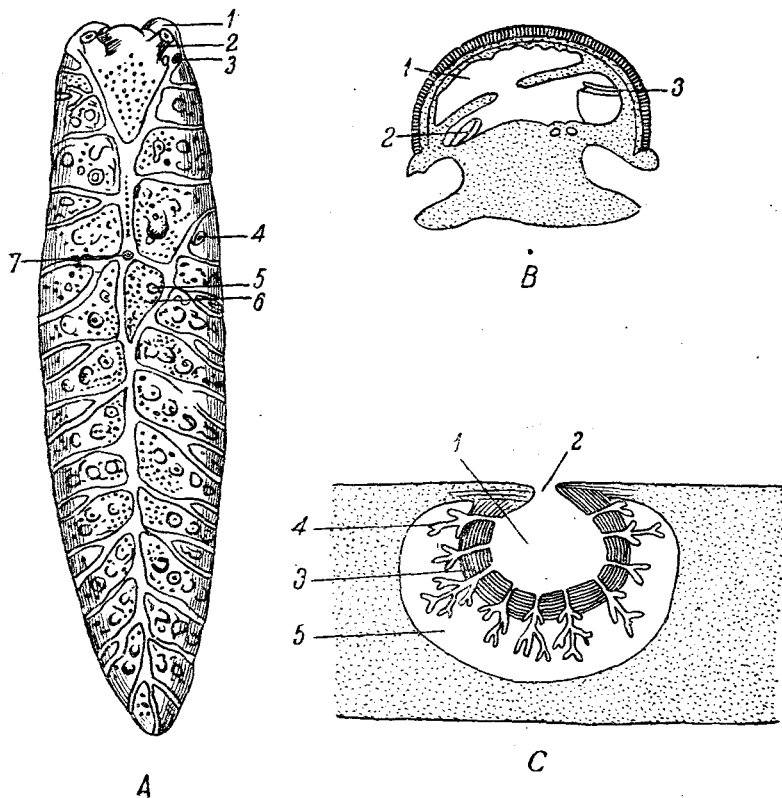


Рис. 213. А — *Janella schauinslandi*, общий вид.

1 — ротовые лопасти; 2 — щупальца; 3 — половое отверстие; 4 — порошица; 5 — дыхательное отверстие; 6 — просвечивающая мантийная полость; 7 — почечное отверстие.

В — *Ampullaria*, поперечный разрез в области мантийной полости.

1 — легочный мешок; 2 — осфрадий; 3 — ктенидий.

С — поперечный разрез через мантийную полость *Janella* с трахейными жабрами. 1 — мантийная полость; 2 — дыхательное отверстие; 3 — мускульная обкладка мантийной полости; 4 — дивертикулы мантийной полости; 5 — лимфатические пространства (из Ланга).

полость вовсе исчезла, причем у *Onchidium* многочисленные сосочки спинной стороны, очевидно, играют роль адаптивных жабер. Наконец имеются крайне любопытные Pulmonata, у которых присутствует одна жабра, находящаяся в известной связи с мантийной полостью. У целебесской пресноводной *Miratesta* эта жабра лежит внутри мантийной полости и снабжена четырьмя складчатыми лепестками и

очень походит на некоторые формы ктенидиев. У *Protancylus* и *Isidora* жабра находится снаружи, у входа в мантийную полость, и лишена лепестков, но сильно складчата. Простой лопастевидный вырост при входе в легкое нашего обыкновенного *Planorbis corneus*, может быть, тоже следует рассматривать как дыхательное приспособление. Большинство этих выростов несомненно является адаптивными жабрами, возникшими в связи с возвратом части Pulmonata к водному образу жизни. Однако относительно *Miratesta* (рис. 214) соблазнительно толковать жабру как сохранившийся ктенидий тем более, что именно у подотряда Basommatophora, к которому принадлежит *Miratesta*, имеется еще осфрадий, — орган,

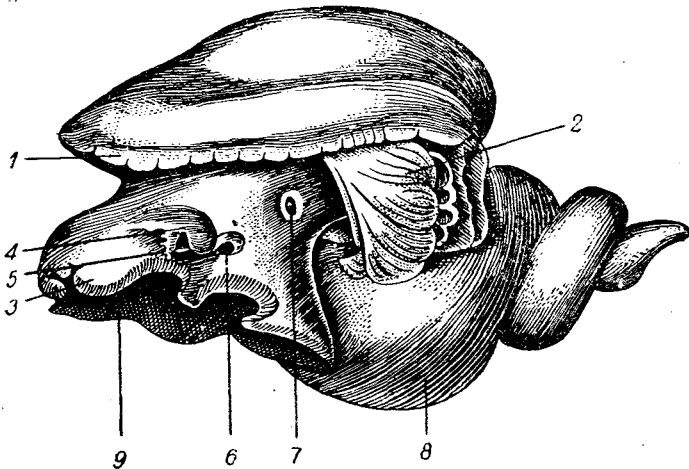


Рис. 214. *Miratesta celebensis*, общий вид со снятой раковиной.

1 — край мантии; 2 — жабра; 3 — ротовые лопасти; 4 — глаз; 5 — сифунальпе; 6 — мужское половое отверстие; 7 — женское половое отверстие; 8 — внутрениственный мешок; 9 — нога (из Ланга).

тесно связанный с ктенидием. Если это так, то мы имеем у Pulmonata очень красивую картину многообразных изменений местообитания в течение эволюции отряда. Предками Pulmonata были морские животные, которые перешли сначала к пресноводному, потом к наземному образу жизни и утратили ктенидии, заменив их легкими. Потом часть Pulmonata вернулась к водной жизни, причем такие формы либо сохранили легкое, либо присоединили к легкому адаптивные жабры (*Isidora*, *Planorbis corneus*). Наконец некоторые из этих форм могли утратить легкое и заменить его общим кожным дыханием (*Chilina*, *Gadinia*), или адаптивными жабрами (*Onchidium*).

Хорошая приспособляемость легкого Pulmonata к водному дыханию видна при изучении сем. Limnaeidae. В ранней молодости прудовики живут вполне под водой, и полость легкого занята у них в это время водой. Вероятно в этот период у них большую роль

играет кожное дыхание. В течение зимы и взрослые прудовики прибегают, повидимому, к чисто водному дыханию, и только с первыми теплыми днями они поднимаются на поверхность воды и вентилируют свое легкое воздухом. По Siebold, прудовики многих горных озер никогда не выходят на поверхность воды для захвата воздуха. Pauly подтвердил эти данные, но добавил, что отмеченная особенность отнюдь не мешает прудовикам горных озер дышать в значительной мере воздухом, который в большом количестве скопляется на дне озер, в местах впадения в них подземных ключей; прудовики очень искусно всасывают пузырьки воздуха своими дыхательными отверстиями.

Благодаря воздушному дыханию прудовики подолгу могут оставаться без воды. Wieder'sheim постепенным отнятием воды у *Limnaea auricularia* добился того, что они в течение двух месяцев жили во влажном воздухе. Среди катушек *Planorbis corneus* очень быстро погибает без воды, тогда как многие его родичи могут месяцами оставаться без воды при условии достаточной влажности воздуха.

Вдыхание и выдыхание не имеют строгой регуляции и совершаются через довольно большие промежутки.

Совершенно особняком стоит сем. Janellidae (Pulmonata), у которых стенки легочной полости не васкуляризованы, но зато от нее отходят многочисленные ветвистые слепые трубочки, вдающиеся в большой венозный синус. Получается оригинальное трахейное легкое (рис. 213, В, С), напоминающее органы дыхания насекомых. Таким образом мы видим, что Gastropoda «широким фронтом» переходят к наземному образу жизни. Только один отряд их, Opisthobranchia, не имеет наземных представителей. Зато весь отряд Pulmonata прошел через фазу воздушного дыхания. Попытки к переходу на сушу делают независимо друг от друга различные группы Gastropoda (Azygobranchia, Taenioglossa, Pulmonata), причем некоторые осуществляют этот переход в большом масштабе. Поражает необычайная пластичность Gastropoda в смысле выработки различных органов дыхания, которые развиваются, исчезают и появляются вновь в ином виде и на другом месте.

О вентиляции мантийной полости указывается в разделе о скелете (стр. 203).

Класс пластинчатожаберных (Lamellibranchia)

Основа дыхательного аппарата та же, что у Gastropoda, т. е. одна пара ктенидиев. В таком виде жаберы и сохраняются у примитивного отряда Protobranchia (рис. 215). Тут они имеют вид пары двоякоперистых образований, направленных концом вперед и приросших одним своим узким краем к верхней стенке мантийной полости. Ктенидии Protobranchia лежат в заднем отделе тела, по бокам основания ноги, и снабжены рядами сравнительно коротких жаберных лепестков. У прочих пластинчатожаберных жаберы разрастаются

сильно вперед и изменяются до неузнаваемости вследствие усложнения жаберных лепестков (рис. 216). Первая модификация лепестков заключается в сильном вытягивании их в нити (филаменты), которые уже не торчат в стороны от жаберной оси, но свешиваются книзу двумя параллельными рядами (отряд Filibranchia). У некоторых форм, как *Anomia*, *Dimya*, нити такой длины, что еще помещаются в выпрямленном состоянии внутри мантийной полости. Но у большинства Filibranchia получившиеся из лепестков жаберные нити

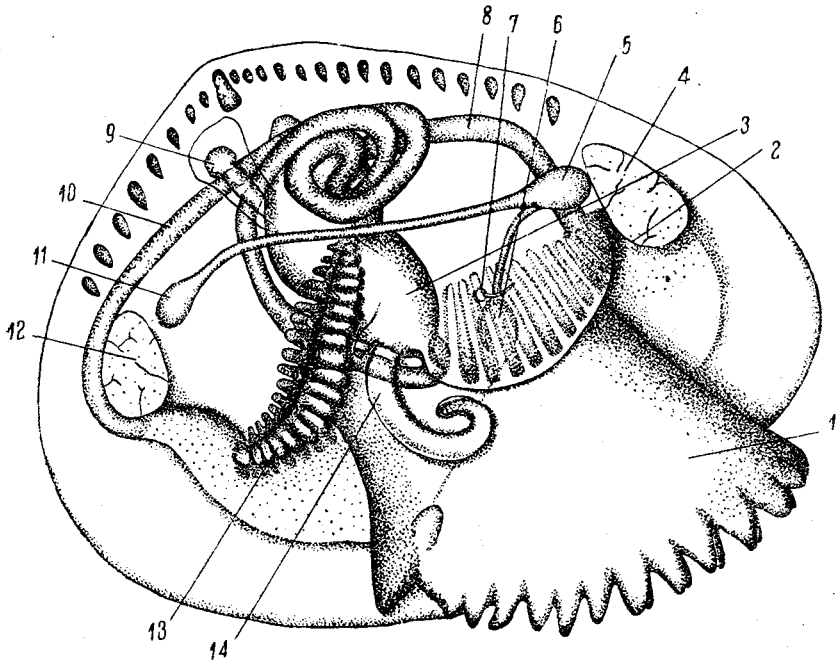


Рис. 215. *Nucula delphinodonta*, с правой стороны со снятой раковиной.

1 — нога; 2 — ротовые лопасти; 3 — желудок; 4 — передняя замыкательная мышца; 5 — церебральный узел; 6 — педальный узел; 7 — статокст; 8 — пищевод; 9 — сердце; 10 — кишка; 11 — висцеральный ганглий; 12 — задняя замыкательная мышца; 13 — ктенидий; 14 — отросток ротовой лопасти (из Ланга).

настолько удлиняются, что заггибаются своими концами от жаберной оси (экстраксиально) вверх, разделяясь вследствие этого на начальное нисходящее и на восходящее колена. Таким образом теперь каждая полужабра (термин введен Ridewood) состоит как бы из двух пластинок, нисходящей и восходящей, образованных множеством следующих один за другим жаберных нитей. Между обеими пластинками получается так называемое интерламеллярное пространство. Это пространство в описанном случае наверху широко сообщается с полостью мантии, но у большинства Lamellibranchia верхние концы восходящих колен филаментов прирастают

у внутренней полужабры к ноге, у наружной — к стенке тела, и интерламеллярное пространство таким образом кверху замыкается. Прирастание концов нитей к телу не имеет, по мнению *Ridewood*, важного систематического значения, ибо различия в этом смысле наблюдаются у разных видов одного рода (у *Melina serrata* филаменты свободны, у *M. perna* приросли) и даже в разных областях жабры у одного и того же вида (у переднего конца жабер *Anodonta* нити свободны, посередине жабры они прирастают). Более важное значение имеют соединения между самими филаментами. Они уже имеются, но слабо развиты у *Filibranchia*. Соседние филаменты здесь соединяются (но не срастаются) при помощи сидящих на них и зацепляющихся друг за друга ресничек, причем иногда

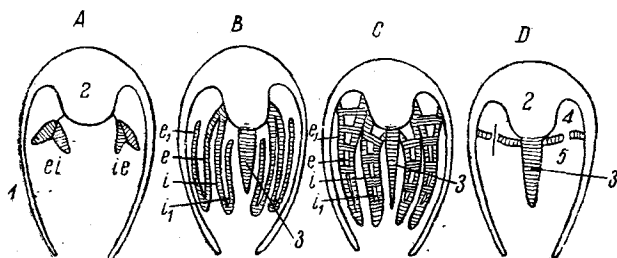
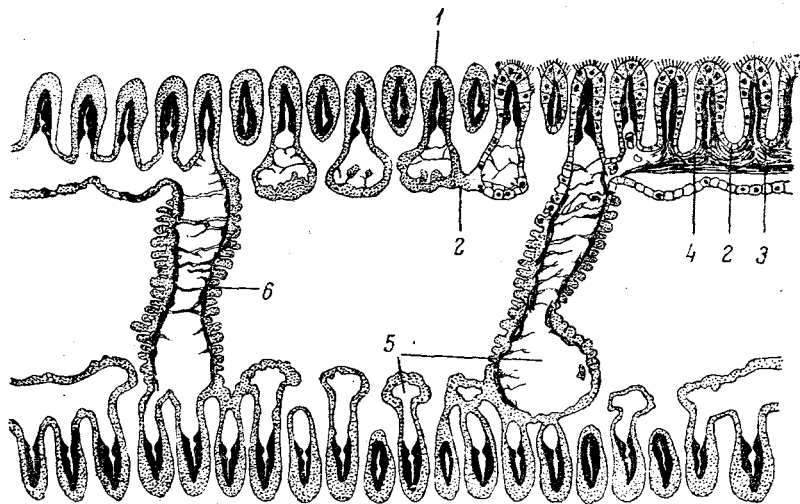


Рис. 216. Схема жабер пластинчатожаберных в поперечном разрезе. *A* — *Protobranchia*; *B* — *Filibranchia*; *C* — *Eulamellibranchia*; *D* — *Poromyacea*.

1 — мантия; 2 — туловище; 3 — нога; 4 — верхний или дыхательный отдел мантийной полости *Poromyacea*; 5 — нижний отдел мантийной полости *Poromyacea*, разделенный продырявленной перегородкой; *e* и *e'* — нисходящее и восходящее колена наружных жабрных нитей, *i* и *i'* — нисходящее и восходящее колена внутренних жабрных нитей (из *Lian* g.).

для этой цели на филаментах дифференцируются специальные ресничные диски с особенно длинными ресничками. Это так называемые *интерфилярные* соединения. Кроме того нисходящее и восходящее колена каждой нити соединяются *интерламеллярными* мостиками, которые у *Pecten* состоят только из соединительной ткани, тогда как у *Avicula* процесс срастания прогрессирует, и через мостики проходят кровеносные сосуды. Главное значение соединений заключается в том, чтобы придать длинным нитям известную устойчивость и постоянство положения. Развитие соединений приводит к тому, что каждая жабра превращается в две двуслойные пластинки. Подобное срастание сильнее всего выражено у самого обильного вида отряда *Eulamellibranchia*, где всегда имеются и интерфилярные и интерламеллярные васкуляризованные мостики (рис. 217). Здесь, следовательно, каждая полужабра становится решетчатой, сложно продырявленной двуслойной пластинкой, между слоями которой находится интерламеллярное пространство; сходство с ктенидием сильно замаскировано. Бывают случаи, когда часть этого жабрного аппарата подвергается редукции. Так, у *Lasaea*,

Scrobicularia, в средней части жабры *Tellina*, исчезает восходящая половина наружной полужабры, а в передней части *Tellina* — даже вся наружная полужабра. У *Adanarca*, наоборот, отсутствует восходящая половина внутренней полужабры. В довершение усложнения жабер они могут образовывать много горизонтальных, а также и вертикальных складок. Последние занимают совершенно определенное число филламентов. Филламенты, лежащие на границе двух соседних вертикальных складок, могут становиться более мощными и лежат в глубине вертикальной борозды между двумя складками. Соответственно с этим *Ridewood* различает жабры гоморабдичные (с совершенно одинаковыми филламентами) и гетерорабдичные.



Фиг. 217. Участок разреза через жабру («полужабру») *Dreissensia polymorpha*. 1 — отдельные жаберные нити в разрезе; 2 — интерфиллярные мостики; 3 — мускулатура в мостиках; 4 — хитиновые опорные палочки внутри нитей; 5 — кровяные лакуны внутри жабер; 6 — интерламеллярные перепоны (по Райдвуд).

Как ось, так и филламенты одеты эпителием, который во многих местах, а особенно по брюшному краю каждого филламента, несет реснички. Внутри филламента имеется опорный скелет в виде парного утолщения субэпителиальной соединительной ткани, образующего двойную хитиноидную палочку. Полость филламента поделена продольной перегородкой на два канала, по одному из которых проходит приносящий, по другому — уносящий кровеносный сосуд. Жабры *Lamellibranchia* обладают еще большей поверхностью, чем таковые *Gastropoda*. По *Pütter*, жабры *Lima* в 6,2 г весом имеют поверхность в 55 см².

Позади ноги у многих *Lamellibranchia* внутренние восходящие пластинки правой и левой сторон могут срастаться друг с другом, разделяя в этом месте мантийную полость на верхнюю и нижнюю камеры. По *Pelseeneer*, именно этот процесс привел к образованию

особого отряда *Rogomysacea*, лишенного явственных жабер (рис. 218). Мантийная полость *Rogomysacea* на всем своем протяжении разделяется мускулистой перегородкой на две камеры, а перегородка пронизана несколькими группами небольших, сериально расположенных отверстий. Попеременным сокращением и расслаблением перегородки вода вгоняется в верхнюю камеру и оттуда выталкивается через клоакальный сифон. *Pelzener* считает, что перегородка произошла за счет жабер. В пользу этого говорит следующий ряд форм:

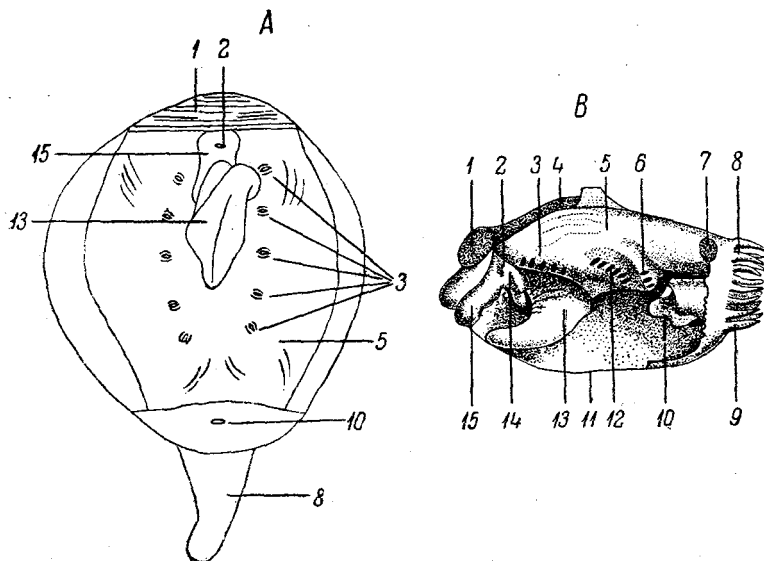


Рис. 218. Дыхательный аппарат *Rogomysacea*. А — *Cuspidaria conoidea*, с брюшной стороны; В — *Silenia sarsii*, сбоку, мантия на левой стороне животного удалена вместе с раковиной.

1 — передняя замыкательная мышца; 2 — рот; 3, 6 и 12 — три группы жаберных щелей; 4 — печень; 5 — жаберная перегородка; 7 — задняя замыкательная мышца; 8 — выводной сифон, в В окаймленный щупальцами (9); 10 — вводный сифон; 11 — свободный край мантии; 13 — нога; 14 и 15 две пары ротовых лопасти (по Пельзенеру).

Lyonsiella с только сросшимися позади ноги, но типичными жабрами; *Rogomya*, где перегородка стала мускулистой, но с каждой стороны имеются две группы жаберных пластинок, разделенных вышеуказанными отверстиями друг от друга; *Silenia*, у которой следы жаберных нитей совсем исчезли. По другим авторам, перегородка часто мышечного происхождения и возникает за счет разрастания стенок мантии. Решить вопрос может только история развития (до сих пор неизученная) *Rogomysacea*.

У *Lamellibranchia* широко распространены приспособления, регулирующие циркуляцию воды в мантийной полости (рис. 219). В наиболее простом случае обе мантийные складки на всем протяжении, кроме спинного края, свободны; единственная длинная ман-

тийная щель служит и для высовывания ноги и для входа и выхода воды (*Nucula*, *Anomiidae*, *Arcidae*). У большинства *Lamellibranchia* мантийная щель местным срастанием обеих мантийных складок дифференцируется на два или больше отверстий специального назначения. У *Aviculidae*, *Ostreidae*, *Mytilidae*, *Unionidae* и др. срастание происходит лишь в одном месте, близ заднего конца тела, причем обособляется небольшое выходное, или клоакальное, отверстие мантии. У *Leda*, *Dreissensia*, *Rogomyacea* и у всех прочих *Eulamellibranchia* происходит срастание в двух местах, и мантийная щель дифференцируется на переднее большое отверстие для ноги, на следующее за ним небольшое входное отверстие и на небольшое же постеро-дорзальное выходное отверстие для воды. Интересно, что у *Cassalia* (из *Mutelidae*) второе срастание осуществляется лишь у части особей. У рода *Kelleya* имеется уклонение в том смысле, что переднее отверстие служит входным, среднее — для высовывания ноги и заднее — выходным. Наконец ножное отверстие иногда (*Solen*, *Aspergillum*) подразделяется еще надвое. Края входного и выходного отверстий нередко вытягиваются в более или менее длинные мускулистые трубки, или сифоны. Они или независимы друг от друга (*Tellina*), или частично срастаются (*Tapes*), или вполне соединены так, что их делит лишь внутренняя перегородка (*Mya*, *Pholas*). Обыкновенно даже при срастании сифонов отверстия их лежат на разных уровнях (входной длиннее), чтобы вода, входящая в мантийную полость, не загрязнялась экскрементами, выбрасываемыми через выходной сифон. Громадной длины достигают сифоны у *Teredo*, где они во много раз превосходят длину самого животного. Сильное раз-

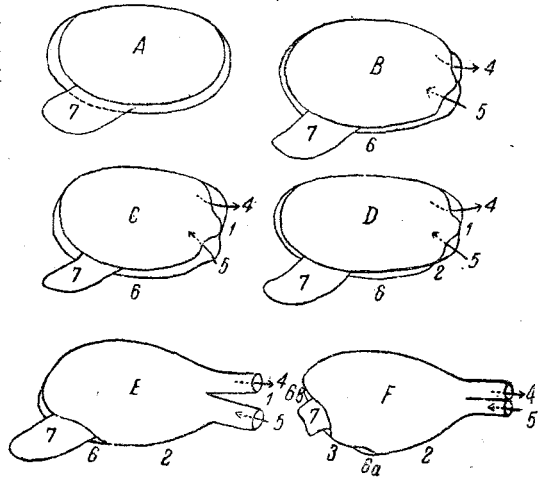


Рис. 219. Схемы, иллюстрирующие различные типы срастания краев мантии и образование сифонов. А — мантия вполне открыта на брюшной стороне; В — края мантии прикладываются сзади в двух местах друг к другу, образуя несовершенные сифоны; С — края мантии срастаются в одном месте (1) брюшной стороны (6); получается обособленное выходное отверстие (4); D — края мантии срастаются в двух местах (1, 2) — обособляется и отдельное входное отверстие (5); в общем, между краями мантии получается три отверстия; Е — края мантии срастаются на большем протяжении (2), края входного и выходного отверстий вытягиваются в мясистые трубки — сифоны (4 и 5); F — края мантии срастаются еще в одном месте (3), так что получается четыре отверстия (4, 5, 6a, 6b), переднее из которых служит для выхода ноги (7); оба сифона срастаются (из Ланга).

вите сифонов находится в ясной связи с роющим или точащим (в дереве, в камне) образом жизни. При помощи сифонов животное, даже зарываясь глубоко в грунт, может сохранять связь с водой и доставлять в мантийную полость воду, необходимую для дыхания. Циркуляция воды в мантийной полости имеет очень правильный, хотя и несколько различный у разных видов характер; она обуславливается тем, что значительная часть мантийного и сифонального эпителия мерцательна; реснички эпителия в отдельных участках

бьют в совершенно определенном направлении, чем и устанавливается правильная циркуляция.

Интересные отношения наблюдаются у некоторых неподвижных Lamellibranchia с редуцированной ногой, например у громадных тропических *Tridacna*. Обе складки мантии у них срастаются почти на всем своем протяжении, так что для сообщения мантийной полости с внешним миром в мантии остается незаросшим только ряд небольших округлых отверстий.

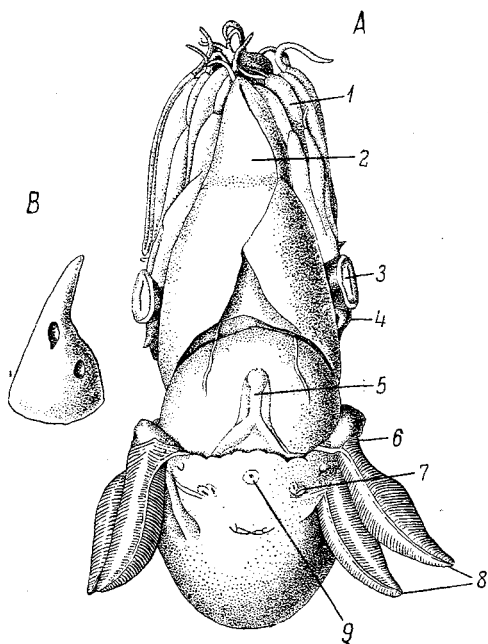


Рис. 220. А — *Nautilus*, вынутый из раковины, с брюшной стороны.

1 — основания щупалец; 2 — воронка; 3 — глаз; 4 — посторбитальное щупальце; 5 — penis; 7 — отверстие почек; 6 и 8 — осфрадии и жабры; 9 — порошица (по Гриффину).

В — обонятельное щупальце *Nautilus* с двумя отверстиями, ведущими в чувствительную полость (из Кюкенталля).

Класс головоногих (Cephalopoda)

Дыхательный аппарат состоит из четырех (Tetrabranchiata, рис. 220) или, чаще, двух (Dibranchiata, рис. 221) ктенидиев. Ктенидии имеют двоякоперистое строение и лежат у *Nautilus* совершенно свободно, тогда как у Dibranchiata они прирастают спинным своим краем к стен-

ке туловища. Свободными своими концами жабры направлены вперед. Два ряда их лепестков сидят одним краем своего основания на приносящем, другим — на уносящем жаберном сосуде, а между этими сосудами ось жабры отсутствует (рис. 222). Получается осевой канал, который в промежутках между соседними парами лепестков сообщается отверстиями с мантийной полостью. Таким путем вода может легко циркулировать между лепестками, ибо лепестки сидят не на плотной сплошной оси, а как бы на

рамке, образованной приносящим и уносящим сосудами. Приносящий сосуд прилегает к телу, уносящий же образует свободный нижний край ктенидия. Эпителий жабер не мерцателен, так что циркуляция воды, очевидно, обеспечивается дыхательными сокращениями мантий.

Жабры *Ostropoda* относительно меньшей величины, чем у *Desapoda*, но зато сложнее устроены. Их лепестки не только складчатые, но образуют побочные пластинки второго порядка, на которых, в свою очередь, вырастают пластинки третьего порядка и так далее, вплоть до пластинок седьмого порядка. Вследствие сложности строения общая поверхность жабер у *Cephalopoda* очень велика. Для *Seria* весом в 193 г Рёттер дает поверхность жабер в 165 см^2 . Жюбин вычисляет для *Seria* жаберную поверхность даже в 1700 см^2 ; истинная величина вероятно лежит где-нибудь посредине между обеими приведенными цифрами.

Вода поступает в мантийную полость через щель на переднем краю мантийной складки, а выходит (выдыхание) через воронку. Дыхательные движения тесно связаны с плавательными. Повидимому одновременно с сокращением стенок мантии укорачиваются и жабры, причем вода выгоняется из их осевого канала через щели между лепестками. Частота дыхания у *Seria* при $10-12^\circ\text{C}$ равняется двадцати—тридцати сокращениям в минуту. Выдыхание всегда совершается быстрее и резче, чем вдыхание. Уехкюлл описывает особые очистительные движения: в загрязненной воде временами следует подряд несколько сильных вдохов, отчего жабры свободно болтаются в переполненной водой мантийной полости. При недостатке кислорода (в кипяченой морской воде) дыхательные движения почти немедленно прекращаются, и животное умирает приблизительно через 10 минут.

Итак дыхательный аппарат головоногих весьма однотипен и всегда состоит из настоящих ктенидиев.

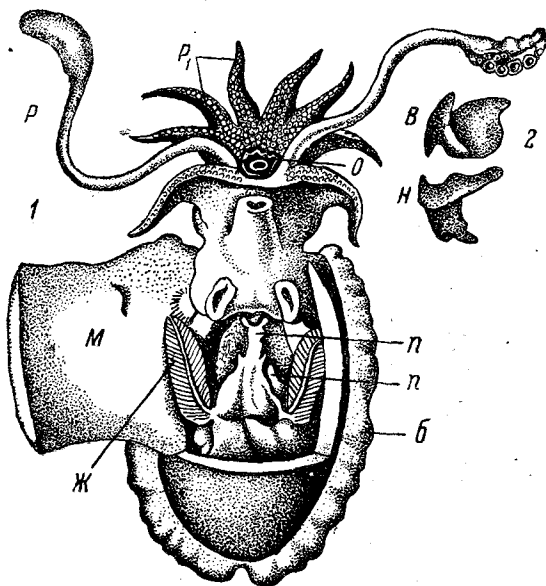


Рис. 221. Анатомия *Seria*.

p — щупальца; *p* — пара ловчих щупалец; *п* верхнее — порошница; *п* нижнее — половое отверстие, выше которого на двух сосочках видны мочевые отверстия; *б* — краевой плавник; *жс* — жабры; *М* — взрезанная и отвороченная в сторону мантия; *О* — рот; *2* — челюсти сепии; *В* — верхняя; *Н* — нижняя (по Ифуртшеллеру).

Класс лопатоногих (Scaphopoda)

Долгое время Scaphopoda считались лишенными всяких дыхательных приспособлений. Однако Distaso отметил такую дифференцировку мантийного эпителия, которая позволяет говорить об адаптивных жабрах в виде поперечных рядов мерцательных клеток,

между которыми имеются немерцательные промежутки. Вероятнее всего, что мы должны видеть в этом образовании слабо развитую адаптивную жабру. Присутствие двух отверстий на противоположных концах конической раковины Scaphopoda облегчает циркуляцию в ней воды.

Общее о моллюсках

Как видно, моллюски в огромном большинстве случаев дышат при помощи кожных жабер типа ктенидиев (Amphineura Placophora, большинство Gastropoda, почти все Lamellibranchia, все Cephalopoda). Ктенидиев обычно одна пара (кроме Placophora, где их много, и Nautilus, где их четыре). Отклонения от дыхания ктенидиями наблюдаются преимущественно у Gastropoda и отчасти у Lamellibranchia (Pogomyacea). Отклонения чаще всего бывают при переходе к наземному образу жизни (многие Gastropoda, особенно Pulmonata), но нередко (Aplacophora, часть Gastropoda, Pogomyacea, Scaphopoda) происходят и при сохранении

водного образа жизни. В первом случае ктенидии в большинстве заменяются легким, во втором — общим кожным дыханием или же адаптивными жабрами. Ктенидии всех моллюсков гомологичны, адаптивные жабры имеют самое разнообразное происхождение.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (Arthropoda)

Тип делится на две ветви, первая из которых, Branchiata, характеризуется, главным образом, органами водного дыхания. Вторая ветвь, Tracheata, имеет обычно воздушные органы дыхания.

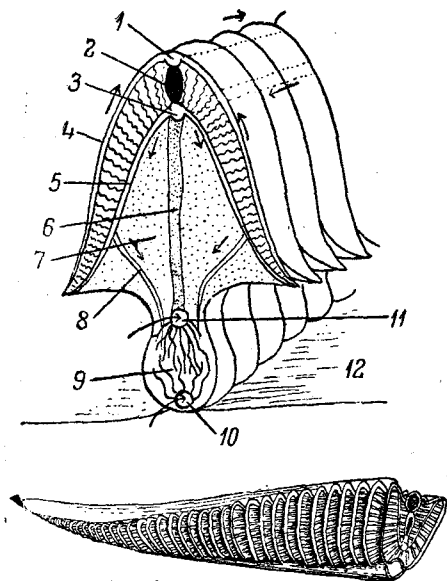


Рис. 222. Внизу — схема ктенидия *Seria*. Наверху — схема поперечного разреза ктенидия *Seria*.

2 — канал жабры; 1 — выносящий и 3 — приносящий жаберные сосуды; 4 и 5 выносящий и приносящий сосуды каждого жаберного лепестка; 6 — подвесочная лента жабры, при помощи которой последняя прикрепляется к стенке мантийной полости (12); 7 — специальная подвесочная перепонка каждого жаберного лепестка; 8 — одна из комиссур приносящих сосудов с лимфатической железой (9), которая омывается венозной кровью; из этой железы кровь уносится по специальным сосудам (10 и 11) в венозный синус, лежащий у основания жабры (из Ланга).

Класс ракообразных (Crustacea)

Органы дыхания раков — жабры, представляющие собой тонкостенные наполненные кровью выросты тела самой разнообразной формы. Жабры, как правило, тесно связаны с конечностями, отходя от их основного членика. Однако далеко не все ракообразные обладают органами дыхания. Среди низших раков (Entomostraca) большинство групп дыхательных органов не имеет. Сорепода совсем лишены жабер и дышат всей поверхностью тела; многие из них имеют, повидимому, кроме того кишечное дыхание, втягивая воду в заднюю кишку и затем выталкивая ее. Только у паразитических веслоногих *Rebelula* и *Penella* на заднем конце тела имеются гроздевидные придатки, быть может играющие роль адаптивных жабер. Дыхание поверхностью тела облегчается постоянным движением разных отделов тела, вызывающим токи в окружающей животное воде. У *Calanidae* такие движения производит первая пара максилл, у некоторых форм — грудные ножки и т. д. Многие паразитирующие на жабрах рыб Сорепода неподвижны, но кислород доставляется им током воды, проходящим через жабры хозяина. У *Ostracoda* короткие экзоподиты грудных ног, усаженные веерами щетинок, нередко называются жаберными придатками; их строение говорит, однако, против такого толкования, ибо они очень толстостенны. Поэтому они, вероятно, служат лишь для того, чтобы прогонять ток воды мимо тела животного. Только у немногих *Ostracoda* (*Asterope*) имеются на спинной стороне туловища до семи пар нежных пластинчатых дыхательных выступов. Приняв за основной тип жабер у раков жабры, связанные с конечностями, и именуя их *настоящими жабрами*, мы должны спинные пластинки *Ostracoda* функционально приравнять *адаптивным* жабрам моллюсков.

У *Cirripedia* для дыхания служит внутренняя поверхность раковины; для увеличения ее стенка мантии иногда образует по бокам тела две складчатые адаптивные жабры. У *Lepas* и *Conchoderma* образуется до пяти пар адаптивных жабер в виде пальчатых выростов по бокам тела у основания ног. Отсутствие жабер, а особенно настоящих жабер у большинства *Entomostraca*, не составляет основной черты их организации (ибо они происходят от жаберноносных *Polychaeta*), но является вторичным следствием малых размеров их тела. Впрочем у групп *Branchiopoda* (рис. 223, C) и отчасти у *Cladocera* (рис. 223, G) имеются настоящие, так называемые эпиподiales жабры. Конечность *Branchiopoda* имеет листовидную форму, неся на своей внутренней и наружной стороне по несколько отростков — эндитов и экзитов. Самый базальный из экзитов имеет характер жабры в виде простого неразветвленного мешочка, наполненного кровью. Движения грудных ножек, на которых сидят жабры, обеспечивают вместе с тем и циркуляцию воды вокруг жабер. *Branchiurus* при 8° C производит до 60 ударов ножками в минуту, а при 24° C количество ударов ножек возрастает до 132, в зависимости от усиления газообмена в организме и от меньшей растворимости

кислорода в более теплой воде. При пропускании водорода через воду биения учащаются с 88 до 105 в минуту, а при прибавлении кислорода вновь замедляются до 90, т. е. число биений обратно пропорционально богатству окружающей среды кислородом. *Leptodora* и *Polyphemidae* не имеют эпиподияльных жабр на конечностях, но

зато у них на спине находится седловидный «головной щит», дыхательное значение которого выяснили Giklhorn и Keller при помощи витальных окрасок. Наконец у молодых *Daphnidae* дыхательную роль играет так называемый «затылочный орган», который витально окрашивается подобно эпиподитам.

У высших раков (*Malacostraca*) жабры в громадном большинстве случаев есть. Чаще всего ими служат эпиподияльные отростки грудных ног. Количество ножек, несущих жабры, и форма последних подвержены бесконечным вариациям, не представляющим большого интереса. По расположению жабр *Malacostraca* можно разбить на три категории: 1) жабры есть только на грудных ножках (громадное большинство *Malacostraca*); 2) жабры имеются только на брюшных конечностях (*Isopoda*, рис. 224, D); 3) жабры есть как на грудных, так и на брюш-

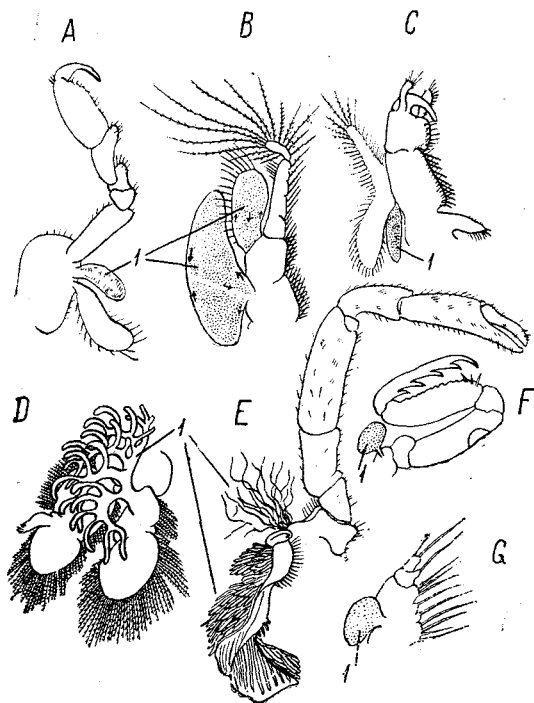


Рис. 223. Жаброносные конечности раков. А — Gammaroidea, третья торакальная; В — Leptostraca, торакальная; С — Branchiopoda Conchostraca, первая торакальная; D — Stomatopoda, абдоминальная; E — Decapoda (*Potamobius*), торакальная; F — Stomatopoda, вторая торакальная; G — Cladocera, первая торакальная.

1 — жабры (из Ланга).

ных ножках (*Stomatopoda*, рис. 223, D и F). В первой категории наибольшего развития жабры достигают у *Decapoda* (рис. 224), имеющих на груди три серии жабр. Одна сидит на основных члениках ног (*подобранхии*), вторая — на местах сочленения ног с туловищем (*артробранхии*) и третья — на самом туловище (*плевробранхии*). Повидимому все эти жабры эпиподияльного происхождения, но частью сместившиеся с конечностей, хотя в эмбриональной жизни они обычно, закладываются уже на своих дефинитивных местах.

Конечностями, несущими жабры, могут быть любые конечности, начиная с первых максилл. Распределение жабер на конечностях служит для характеристики отдельных групп раков, определяемых так называемыми «жаберными формулами». Морфологический тип устройства жабер имеет весьма различную сложность. У *Amphipoda* — это простые, иногда слегка складчатые пластинки. У *Deca-*

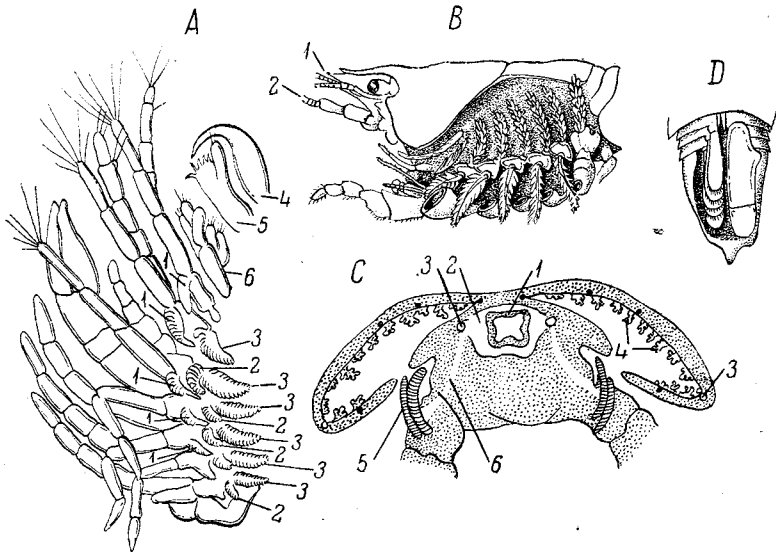


Рис. 224. А — *Calliax*, мизидная стадия; конечности и жабры головогруди. 1 — подборанхий; 2 — артробранхий; 3 — плевробранхий торакальных ног; 4 — жвалы; 5 — максиллы первые; 6 — максиллы вторые.

В — вскрытая жаберная полость *Potamobius* с жабрами.

1 — антеннулы; 2 — антенны.

С — схематический поперечный разрез *Birgus latro* в области сердца.

1 — сердце; 2 — перикардий; 3 — легочные кровеносные каналы, несущие кровь к сердцу; 4 — эпителиальные складки легочной полости; 5 — жабры; 6 — жаберные кровеносные каналы, несущие кровь к сердцу.

Д — брюшко *Isopoda*; справа видна крышечка, образованная первой парой брюшных ног, слева крышечка удалена, так что видны четыре пары дыхательных брюшных ножек (из Ланга).

рода жабры устроены сложнее. У них мы по форме различаем: 1) *филлобранхий*, своим двояко-перистым строением похожие на ктении моллюсков. Они имеются у *Palaemon*, у *Brachyura*, кроме *Dromia*. Если каждый лепесток расщепится на многочисленные тонкие ниточки, то получаются *дендробранхий* (*Penaeidae*). Наконец, если нитевидные лепестки расположены в несколько рядов вокруг продольной оси жабры, то получаются *трихобранхий* (*Astacidae* и др.). Интересно, что разные степени усложнения жабер, наблюдаемые в отдельных группах раков, могут до известной степени иллюстрироваться жабрами различных сегментов тела, у одного и того же вида. Так, у разных *Schizopoda* строение жабер

постепенно усложняется по направлению от первой к седьмой паре грудных ног (рис. 225). Грудные жаберы *Malacostraca* нередко (*Schizopoda*, *Decapoda*) прикрываются боковыми краями головогрудного щита, так что по бокам тела получают две жаберные полости, сообщающиеся с наружной средой щелевидными вентральными отверстиями. Поверхность жабер у различных видов *Decapoda* варьирует. Креветка *Palaeon* при весе в 1 г имеет общую поверхность жабер в 5 см². Краб *Hyas* при весе в 30 г дает поверхность жабер в 41 см² (т. е. на 1 г веса 1,36 см²); речной рак при весе в 20 г дает поверхность жабер в 61 см² (т. е. 3 см² на 1 г веса).

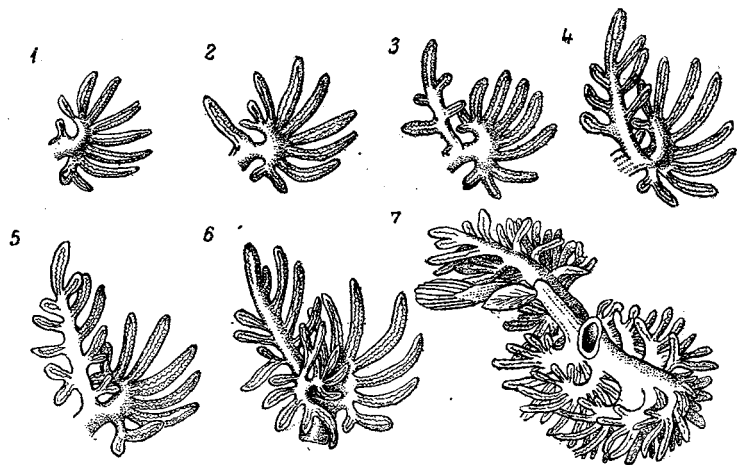


Рис. 225. *Thysanopoda tricuspidata*. 1—7—жаберы первой—седьмой торакальной конечности с постепенно все сильнее разветвляющейся боковой ветвью (по С а р с у).

У *Isopoda* (рис. 224, D) с абдоминальным дыханием брюшные ножки обладают широкими пластинчатыми экзо- и эндоподитами. При этом главную роль при дыхании играют тонкостенные эндоподиты, часть же экзоподитов принимает характер хитиновых крышечек, защищающих жаберы (у *Asellidae* первая пара, у других *Isopoda* чаще всего первая и вторая пары). У наземных форм полость под крышечками занята жидкостью, которая отчасти выделяется особыми железами, лежащими у основания жабер.

У *Stomatopoda* первые пять пар грудных ног несут маленькие древовидные эпиподияльные жаберы с общей поверхностью всего в 1 см². На пластинчатых брюшных ножках *Stomatopoda* у самого основания экзоподита сидят пушистые адаптивные жаберы в виде деревьев с одним рядом веточек, которые, в свою очередь, усажены каждая рядом мешочков. Эти жаберы имеют дыхательную поверхность в 600 см², т. е. играют первенствующую роль при дыхании.

У раков имеется целый ряд приспособлений, служащих для доставки жабрам тока свежей воды или для защиты жабер. Последнюю

функцию выполняют, например, боковые складки головогрудного щита, крышечки *Isopoda* и др. Для снабжения жабер водой служит система вентиляторов, которые особенно развиты у форм с жабрами, заключенными в жаберные полости. Особенно развиты эти приспособления у *Ostracoda*, *Schizopoda* и *Decapoda*. У *Decapoda* вентиляторами служат экзоподиты второй пары максиллы и экзоподиты челюстных ножек. Эти экзоподиты машут до 40 раз в минуту и более. Их взмахами вызывается ток воды, постоянно идущий через жаберную полость по направлению сзади наперед. Ток может инвертироваться; при этом изменении направления тока выгоняются из жаберной полости застрявшие в ней посторонние частицы. У некоторых *Decapoda*, зарывающихся в песок до самых краев головогрудного щита, именно инвертированный ток служит для поступления воды к жабрам через передний конец жаберной щели. В этом отношении особенно любопытен краб *Calappa*, у которого зазубренные клешни прикладываются снизу к головогрудному щиту и вместе с его щетинистыми краями образуют фильтр для воды, поступающей в жаберную полость. У *Calappa* вода выходит из жаберной полости тоже через переднее отверстие, но при помощи особой трубочки, образованной эндоподитом первой пары челюстных ножек и открывающейся наружу под самыми глазами зарывшегося в песок животного.

Приспособления к воздушному дыханию встречаются в двух отрядах — у *Isopoda* и у *Decapoda*. Обе группы прежде всего содержат ряд прибрежных форм: *Jaera marina* среди изопод, крабы, раки-отшельники. Но, кроме того, имеются виды, вполне ставшие наземными, каковы, например, *Oniscidae* (мокрицы) среди *Isopoda*. У таких *Isopoda* брюшные ножки утрачивают характер жабер, приобретая роль воздушных органов дыхания (рис. 226). В их экзоподитах образуются пучки ветвящихся эктодермальных впячиваний — псевдотрахеи, открывающихся наружу одним общим отверстием (*Porcellio*). Псевдотрахеи дают пример интересной конвергенции с трахеями паукообразных и насекомых. У некоторых мокриц (*Oniscus*) под кожей экзоподитов имеются просто полости с воздухом, не сообщающиеся непосредственно с внешней средой; воздух поступает туда, вероятно, путем диффузии через покровы. *Duvernois* и *Legeboullet* ставили опыты над действием псевдотрахей. Они отрезали все четыре снабженные псевдотрахеями брюшные ножки, и тогда мокрица погибала через 15—20 часов. Удаление двух трахейных ножек переживалось лишь частью подопытных животных, после отрезания одной ножки выживали все. Гибель зависит, видимо, именно от нарушения дыхания, потому что удаление грудных ножек или задних брюшных ножек, лишенных псевдотрахей, не вызывает смерти мокрицы. Некоторые авторы (*Berger*, *Verhoeff*, 1919), однако, сомневаются в дыхательной роли трахей. *Verhoeff* находит под крышечками брюшных ног (измененные экзоподиты) всегда жидкость и думает, что и у наземных *Isopoda* для дыхания служат лишь эндоподиты брюшных ножек, функционирующие в виде жабер. Вода доставляется к ним при помощи

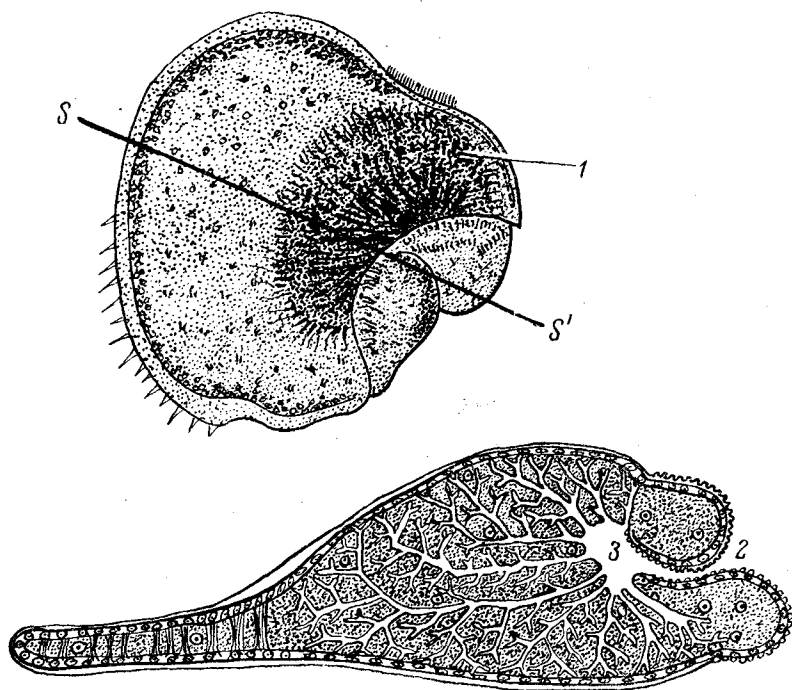


Рис. 226. Дыхательные брюшные ножки мокрицы *Porcellio scaber*. Сверху — целая конечность; снизу — разрез конечности, проведенный по линии $s-s'$. 1 — просвечивающий через покровы пучок псевдотрахей; 2 — отверстие, ведущее к воздушной полости (3), которая дает от себя ветвящиеся псевдотрахеи (по Штеллеру).

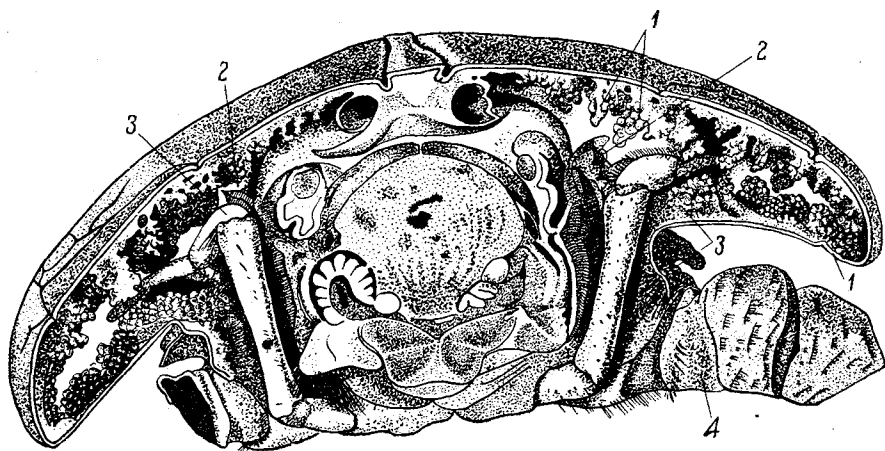


Рис. 227. Поперечный разрез через тело *Birgus latro* на уровне четвертой пары ходных ног.

1 — дыхательные выросты стенок жаберной полости, превращенной в легкие; 2 — рудименты жабр; 3 — пятая пара ходных ног, служащая для очистки легочной полости от попадающих туда посторонних частиц; 4 — основание четвертой пары ног (по Гармсу).

экзоподитов и задней пары брюшных ножек. На этих конечностях имеется система желобков, волосков и т. д., при помощи которой животное захватывает воду с почвы (например из росы) и проводит ее под крышечки к эндоподитам брюшных ножек. Нахождение Догелем и Фурсенко на эндоподитах брюшных ног мокриц нескольких специфичных инфузорий тоже свидетельствует в пользу постоянного присутствия воды под крышечками брюшных ног. Это обстоятельство заставляет думать, что у мокриц, несмотря на наземный образ жизни, сохраняется водное дыхание. В таком случае отрезание крышечек губительно для животных лишь потому, что при этом обнажаются и подсыхают жаберные эндоподиты брюшных ножек.

Среди Decapoda выход на сушу нередко не влечет за собой изменения дыхательного аппарата. Так, некоторые полуназемные крабы от времени до времени уходят в воду и заполняют ею свои жаберные полости для жаберного дыхания; вода подолгу сохраняется в жаберных полостях вследствие того, что дыхательная щель у крабов очень плотно замыкается.

У некоторых видов, однако, при переходе на сушу развивается воздушное дыхание. У краба-разбойника (*Birgus latro*) жаберные полости превращаются в легочные, причем на стенках полостей образуются многочисленные древовидные выросты, служащие для захвата воздуха, а жабры у основания ног приходят в рудиментарное состояние (рис. 224, С и 227). У крабов *Ocypoda* жабры совершенно исчезают, и животное не может и суток прожить в воде. У вполне наземных форм жаберная полость содержит воздух.

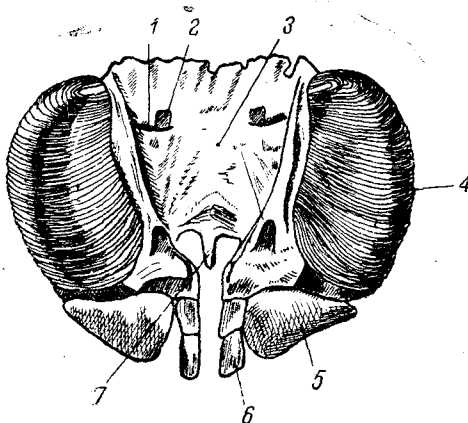


Рис. 228. Пара брюшных жаберноносных конечностей *Xiphosura polyphemus*, вид с задней стороны.

1 — парабранхиальная стигма; 2 — хитиновые пластинки; 3 — кожа брюшка у основания конечностей; 4 — жаберные лепестки; 5 — экзоподит; 6 — эндоподит; 7 — непарный хитиновый отросток (из Кюкенталля).

Класс мечехвостов (*Xiphosura*)

Мечехвосты дышат жабрами второй — шестой пары брюшных ног. Ножки имеют характер плоских двуветвистых пластинок. На задней, обращенной к телу животного стороне этих ножек имеется длинный ряд (до 150) жаберных лепестков, поставленных поперечно к продольной оси ножки (рис. 228). По направлению к свободному концу ножки лепестки постепенно укорачиваются. Жабры снабжены двумя пластинчатыми крышечками, представляющими собой первую

пару брюшных ног. Жабры подвижны, ибо к ним прикрепляются специальные мышцы — протракторы и ретракторы. В их положении (Н у д е, 1894 и 1906) есть две фазы: фаза вдыхания, при которой

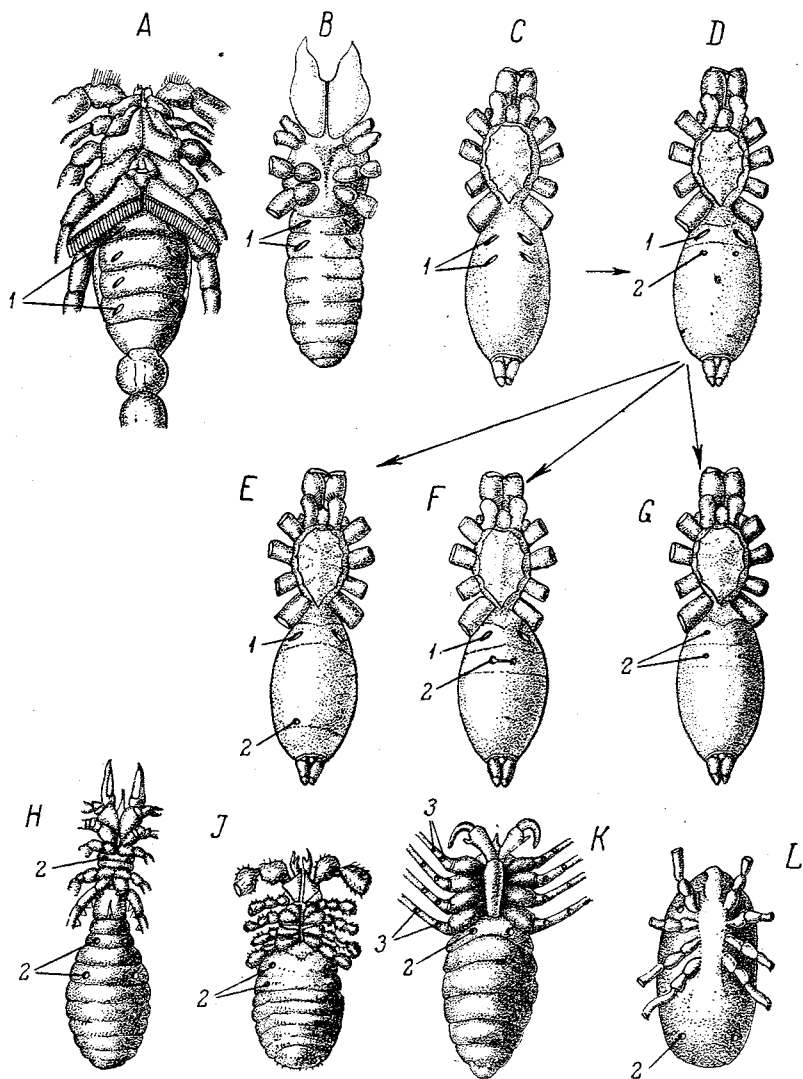


Рис. 229. Схемы расположения дыхательных отверстий у различных паукообразных. А — Scorpionidea; В — Pedipalpi; С — Tetrapneumones; D — Dipneumones (Dysderidae, *Argyroneta*); E — Dipneumones (Anyphaenae); F — Dipneumones (Attidae и др.); G — Dipneumones (Caponiidae); H — Solpugidea; I — Pseudoscorpionidea; K — Phalangidea; L — Acarina.

1 — отверстие легких; 2 — стигмы трахей (на рис. E показана лишь левая трахейная стигма); 3 — дополнительные ножные стигмы Phalangidea. (Оригинал.)

лепестки вяло свешиваются книзу, и фаза выдыхания, когда лепестки поднимаются кверху и прижимаются к телу, опоражниваясь вместе с тем от крови. При 24°C животные производят до 27 дыхательных движений в минуту. Итак, жабры мечехвостов крайне сходны с жабрами раков и подобно им связаны в своем развитии с конечностями.

Класс паукообразных (Arachnoidea)

Органы дыхания паукообразных приспособлены к воздушному дыханию. Они могут быть двух типов — *легкие* и *трахеи*, которые могут вступать друг с другом в комбинации (рис. 229). Ввиду этого паукообразных, смотря по характеру их дыхательного аппарата, можно разделить на три группы.

1. Единственный орган дыхания — легкие, или легочные мешки. Сюда принадлежат *Scorpionidea* с четырьмя парами легких, *Pedipalpi* с двумя парами, и *Araneina* *Tetraraneumon* с двумя парами. Легкие всегда располагаются на нижней стороне сегментов брюшка и представляют собой наполненные воздухом мешки, сообщающиеся с внешней средой по-

средством продолговатой легочной щели. От переднебрюшной стенки легкого в его полость вдаются многочисленные неполные тонкие перегородки (легочные лепестки), не достигающие до противоположной стенки легкого (рис. 230). Лепестки лежат горизонтально. Между лепестками остаются промежутки, заполненные воздухом. Количество лепестков варьирует. У паука *Dictyna* их всего 4—5, у *Epeira* — 60—70 (причем число зависит до известной степени от возраста животного), у скорпионов — до 150. Полость легкого и стенки лепестков выстланы хитиновой кутикулой. Между обеими стенками лепестка имеются столбики соединительной ткани (рис. 230), присутствие которых не позволяет лепесткам спадаться и облегчает крови проникновение внутрь лепестков.

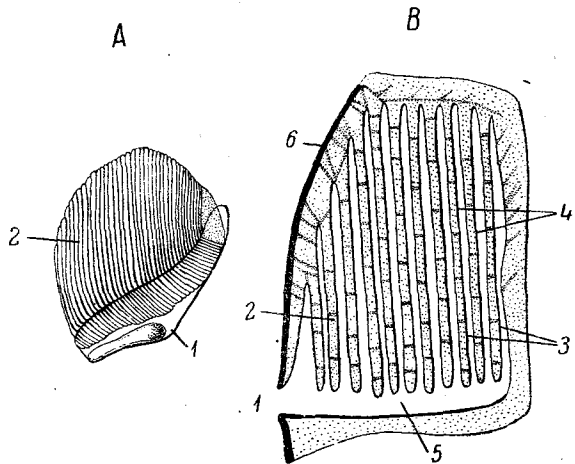


Рис. 230. Легкие Arachnoidea. А — *Zilla cadophyla*, вид целого легкого; В — разрез через легкое паука.

1 — дыхательное отверстие, или стигма; 2 — легочные лепестки; 3 — перекладки, поддерживающие стенки лепестков; 4 — промежутки между лепестками; 5 — полость легкого; 6 — брюшная стенка тела (А — по Бертнау, В — по Мак Леод).

II. Органами дыхания являются одновременно легкие и трахеи. Сюда относятся только *Aganeina* *Dipneumones*, у которых имеется одна пара легких (на втором брюшном членике) и позади нее — одна пара трахей (см. далее).

III. Органами дыхания служат только трахеи (рис. 232). Сюда относятся все прочие *Arachnoidea*, кроме части клещей, у которых вообще нет органов дыхания. Трахеи имеют разную сложность строения. Проще всего устроены пучковидные трахеи части *Pseudoscorpionidea*; здесь прямо от дыхательного отверстия, или стигмы, берет начало пучок небольших, неветвистых тра-

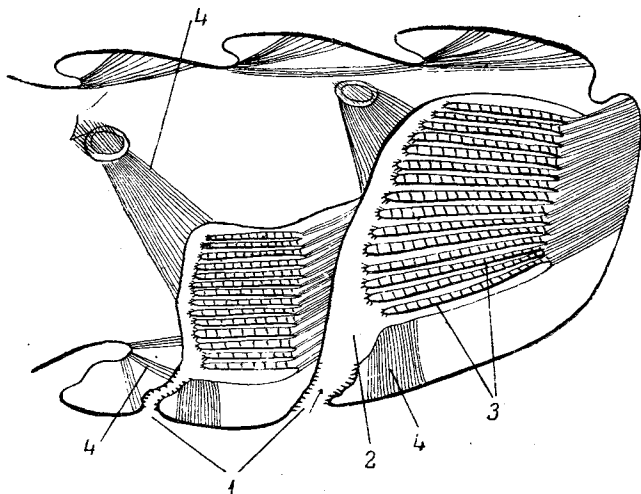


Рис. 231. Сагиттальный разрез через переднюю часть брюшка *Telyphonus caudatus* (передний конец брюшка обращен вправо).

1 — дыхательные щели легочных мешков; 2 — полость легочных мешков; 3 — легочные лепестки с опорными столбиками внутри них; 4 — различные мышцы, приводящие в движение стенки легких (по Т а р н а н и).

хейных трубочек (*Chelifer*). Однако уже у некоторых ложноскорпионов (*Chernes*) одна, а именно задняя пара трахей берет начало от коротких общих стволиков. Те же отношения имеются и у передней пары трахей интересного семейства пауков *Caroniidae*. У второго типа трахей от стигмы отходит главный ствол и делится на две толстые ветви; от ветвей там и сям берут начало либо отдельные, слабо ветвящиеся трахеи, либо пучки длинных неветвистых трахей. Трахеи этого рода встречаются у части *Pseudoscorpionidea*, некоторых *Aganeina* и у *Asarina*, обладающих трахеями. У большинства же обладающих трахеями пауков от непарной стигмы отходят четыре простые, не ветвящиеся трахейные трубки. Здесь, очевидно, происходит слияние обеих стигм, соответственно с чем сблизились друг

с другом и двойные трахейные ветви обеих сторон тела. Наконец третья категория — богато ветвящиеся и анастомозирующие трахеи — распространены у Solpugidea (рис. 233), Phalangidea и среди клещей у Gamasidae.

Отверстия трахей (рис. 229) в громадном большинстве случаев находятся на брюшке, а именно на II и III его члениках. В большинстве случаев (Phalangidea, Araneina Dipneumones, Acarina) стигм одна пара, но у Pseudoscorpionidea и у пауков Caponiidae их две пары, а у Solpugidea даже три, причем первая из них, что следует особенно отметить, на I свободном грудном сегменте. В расположе-

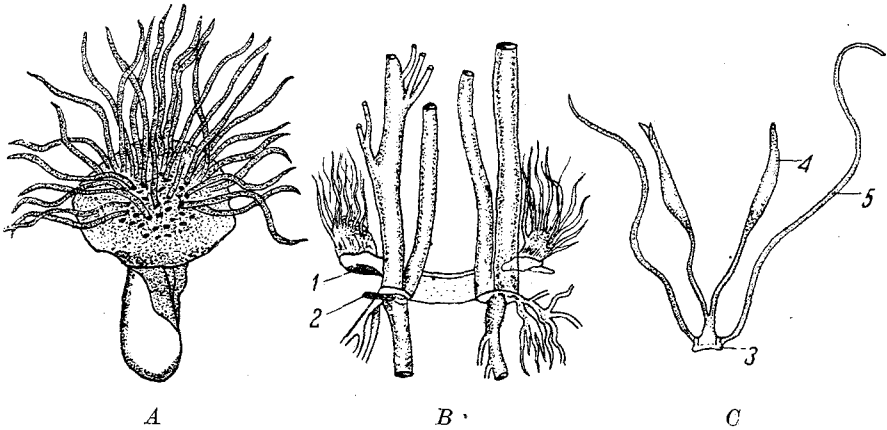


Рис. 232. А — трахея второй пары *Chelifer cancroides* (Pseudoscorpionidea); В — трахейная система паука *Nops coccineus* с двумя парами трахейных пучков и соответственными стигмами (1 и 2); С — трахейная система *Araneus* (*Epeira*) *diadematus*; 3 — общая стигма; 4 и 5 — медианная и латеральная трахейные ветви.

нии стигм имеется ряд отклонений от общей схемы, главные из которых следующие. У пауков Dipneumones единственная пара стигм располагается на III брюшном членике, а потому должна в примитивных случаях находиться в передней части брюшка. Это положение они и имеют у сем. Dysderidae и у *Argyroneta*. Обычно же две стигмы Dipneumones сливаются в одну поперечную щель, которая смещается далеко назад. Смещение стигмы далеко назад происходит вследствие сильного разрастания III брюшного сегмента, на заднем крае которого помещается щель стигмы; особенно хорошо можно сравнительноанатомически проследить смещение стигмы у маленького сем. Anurhaeneae. У некоторых пауков есть еще следы слияния непарной стигмы из двух первично самостоятельных. Так, у *Attus* закладываются сначала две стигмы, которые лишь позднее сливаются; у *Dictyna* открывающиеся в общую стигму пучки трахей обнаруживают явственно парное расположение.

Очень любопытные дополнительные стигмы обнаруживают Phalangidea; у группы Palpatores на голени каждой ходной ноги имеются

две дополнительные стигмы. Это — вторичные образования, возникающие постэмбрионально (рис. 229).

Особенно разнообразно положение стигмы у клещей. Единственная пара стигм чаще всего лежит у основания задней пары ног,

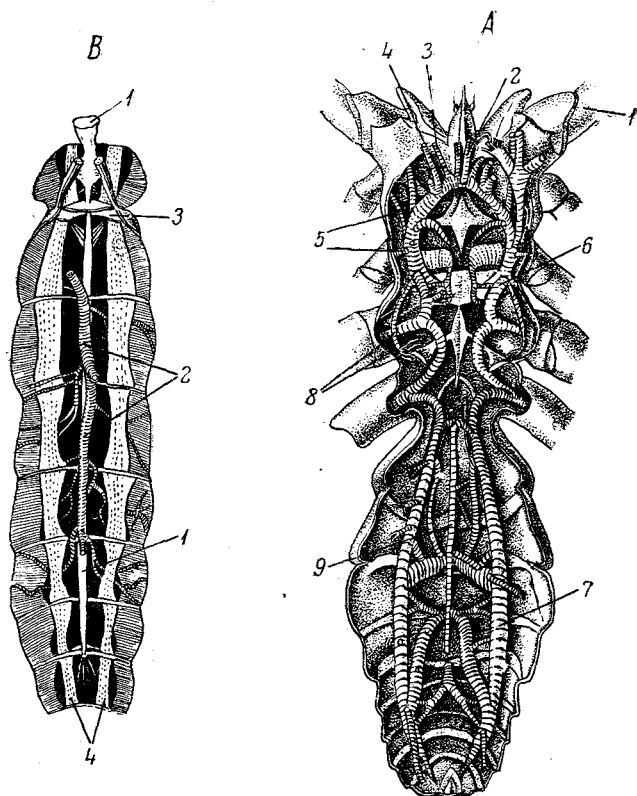


Рис. 233. Органы дыхания Solpugidea. А — *Galeodes araneoides*, вскрытый со спинной стороны.

1 — основание педипальп; 2 — глазные трахеи; 3 и 4 — трахеи хелицер; 6 — трахеи ног; 6 и 7 — главные продольные трахейные стволы; 8 — побочный трахейный ствол; 9 — подсердечная трахея.

В — *Galeodes caspius*, спинные покровы животного с сердцем (1) и подсердечной трахеей (2); 3 — диафрагма, пронизанная сердцем; 4 — продольные мышцы (по Кестнеру).

но может смещаться то вперед, то на спину, где иногда лежит над основаниями хелицер. У многих эндопаразитических клещей и у *Nalacariidae* трахейная система вообще отсутствует.

Дыхательные движения у паукообразных не найдены.

Происхождение органов дыхания паукообразных. Большим достижением сравнительной анатомии беспозвоночных было доказательство генетической связи легких

Arachnoidea с жаброносными конечностями *Palaeostraca*. Впервые мысль о сходстве этих образований была высказана *Milne-Edwards* (1873), тогда как прочное обоснование ее принадлежит *Ray-Lankester* (1881—1904), *McLeod* (1884) и др. *Ray-Lankester* неоднократно менял детали своего обоснования. В общем он сначала предполагал, что жаброносная конечность *Limulus* ввернулась, подобно перчатке, внутрь тела, причем жаберные лепестки превратились, следовательно, в полости между легочными перегородками, а сама нога — в общую полость легкого. В настоящее время это воззрение оставлено. По более позднему воззрению *McLeod*, конечность *Limulus* пристала вплотную к телу, причем на брюшной стенке тела образовались выемки для помещения жаберных лепестков; эти парные выемки в дальнейшем становятся полостями легких, а жаберные лепестки непосредственно превращаются в легочные лепестки. По всему своему краю, кроме своего заднего участка, конечность прирастает к стенке брюшка, чем и завершается изменение жаброносной конечности в легочный мешок; как видно, нижняя стенка легкого произошла из самой конечности *Palaeostraca*. Эта теория, поражающая простотой объяснения столь сложного процесса, в одной своей части говорящей о периферическом прирастании конечности *Palaeostraca* к телу, сохранила до сих пор свое значение. Однако непосредственное превращение жаберных лепестков в легочные листочки не вполне согласуется с эмбриологическими данными, и в этом отношении выступает на первый план точка зрения *Kingsley*. Зачатки легкого у *Arachnoidea* возникают в связи с зачатками брюшных конечностей. Эти зачатки ног сначала свободно выдаются над поверхностью брюшка, но затем позади зачатка конечности образуется вдавление, которое как бы подкапывается сзади под зачаток и притягивает его к уровню брюшка. Указанное впячивание образует полость легкого, а конечность (в полном согласии со взглядами *McLeod*) превращается в часть нижней стенки легочного мешка. Еще до погружения конечности на ее задней стороне появляются две легкие складки — это зачатки первых легочных лепестков. Все прочие лепестки образуются позже, уже внутри легочного мешка. При этом как *Kingsley* (1885, 1893), так и *Russell* (1909) обращают особенное внимание на то обстоятельство, что образование новых лепестков сопровождается не выростанием от поверхности погружившейся конечности кожных складочек в полость легкого, но впячиванием этой поверхности во многих местах вглубь приросшей ноги. Таким образом легочные лепестки представляют собой (кроме, быть может, первых двух) не выросты ноги, но участки самой конечности, отделенные друг от друга глубокими щелевидными впячиваниями. Поэтому, очевидно, мы не имеем права непосредственно приравнивать сами жаберные лепестки *Palaeostraca* легочным листкам *Arachnoidea*.

В общем, в настоящее время не может быть сомнения в происхождении легких от жаброносных конечностей. В пользу этого свидетельствуют не только анатомия и эмбриология, но и биология срав-

ниваемых групп, а именно: *Limulus* выползает временами на берег и по неделям может жить без воды. Это обстоятельство облегчает нам предположение о переходе каких-то ископаемых *Palaeostraca* к наземному образу жизни, что и повело к постепенному развитию из них класса паукообразных.

В разрез с общепризнанным взглядом Leuckart (1848), Щелкановцев (1910) и Haller (1911) считают легкие измененными пучками сплюснутых трахей, что плохо согласуется со всеми эмбриологическими данными.

Но если легкие не произошли от трахей, то, может быть, трахеи возникли из легких?

По времени их происхождения трахеи, как чисто воздушные органы дыхания, несомненно, возникли значительно позже легких, но путем ли их видоизменения, или же самостоятельно, — это еще остается нерешенным. Прежде всего есть случаи, когда трахеи (например на груди *Solpugidea*) открываются на груди, где легких не было и быть не могло, так как соответственный сегмент тела снабжен хорошо развитыми конечностями. Ясно, что в данном случае трахеи представляют собой новообразования. Труднее выяснить происхождение трахей у пауков, где единственная пара трахей находится на месте второй пары легких *Araneina Tetrapneumones*, а в сем. *Sarponiidae* обе пары трахей — на месте двух пар легких. В этом вопросе очень поучителен эмбриологический материал (Purcell, 1909; Kautzsch, 1910), показывающий необычайное многообразие способов возникновения трахей. Как сказано выше, трахейная система большинства пауков состоит из общей щелевидной стигмы и двух пар отходящих от нее стволов — боковых и медианных. История развития говорит, что эти пары стволов имеют совершенно различное происхождение. Медианные стволы представляют собой сильно разросшиеся полые эндапофизы, или аподемы (стр. 167) брюшной стенки III брюшного сегмента. Боковые же возникают из двух самостоятельных мешочков, которые, по Purcell, гомологичны легким, Kautzsch же допускает, что их положение отвечает положению легких. В семействах *Palpimanidae* и *Filistatidae* медианные стволы есть, но, повидимому, не имеют дыхательной функции и служат только для прикрепления мышц. У большинства пауков развиты хорошо обе пары стволов, а у *Attidae* и *Argyroneta* мы имеем обратные *Palpimanidae* отношения. У *Attidae* боковые стволы являются ничтожными выростами медианных, а у *Argyroneta* совсем отсутствуют. Возникает вопрос, что привело к превращению эндапофиз в трахейные стволы? Purcell предполагает, что сильное вытягивание эндапофиз III брюшного сегмента вызвано разрастанием самого сегмента кзади; изменившиеся таким образом эндапофизы, находясь внутри брюшного кровеносного синуса и обладая тонкими стенками (а стенки утончились вследствие вытягивания эндапофизов), получили много шансов к превращению в дыхательные органы.

Но, во всяком случае, даже приняв предположение Purcell о происхождении латеральных стволов от легких, мы видим, что

прочие части трахейной системы возникли как новообразования, и притом новообразования разного происхождения: первая из эндапофизов, вторая — на груди *Solpugidea*, третья — на голених *Phalangidea*.

Если же даже в пределах самого класса *Arachnoidea* трахеи могут быть разного происхождения, то этим подтверждается и отсутствие гомологий между трахеями *Arachnoidea*, с одной стороны, и таковыми *Arthropoda Tracheata* — с другой. Между тем сходство их трахейных систем заставляло многих филогенетиков конца XIX века искусственно сближать *Arachnoidea* с *Tracheata*, оставляя без внимания их связь с *Palaeostraca*. Теперь мы можем сказать, что трахеи *Arachnoidea* и *Tracheata* — результат конвергенции, а не кровного родства. Впрочем трахеи паукообразных отличаются от трахей *Insecta* и некоторыми морфологическими чертами. Так, к ним прикрепляются мезодермические фибриллы, отсутствующие в трахеях *Insecta*. Трахеи пауков усажены внутри хитиновыми шипиками, чего у *Insecta* не бывает. Трахеи *Arachnoidea* часто бывают сильно сплюснуты, тогда как у *Insecta* они обычно являются цилиндрическими. Положение стигм тоже различно: у *Myriapoda* и *Insecta* они лежат над линией прикрепления к телу ножек, у *Arachnoidea* (кроме некоторых клещей) на брюшной стороне тела.

В дыхательной системе *Arachnoidea* мы имеем ряд интересных моментов. Во-первых, они демонстрируют превращение типичных органов водного дыхания (жабер) в органы воздушного дыхания (легкие), т. е. резкое изменение образа жизни без соответственно резкого изменения дыхательной системы. Далее мы видим, что несмотря на приспособление жабер к воздушному дыханию, они оказываются неспособными отвечать всем требованиям наземного существования и заменяются более подходящими для воздушного дыхания аппаратами типа трахей.

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫХ (*Tracheata*)

Единственными органами дыхания *Tracheata* служат трахеи или какие-нибудь непосредственные их производные.

Класс первичнотрахейных (*Protracheata*)

Трахей *Protracheata* имеют особенно простое строение (рис. 234). Они образуют пучки сравнительно коротких, тонких и неветвящихся трубочек, открывающихся на дне бутылкообразных впячиваний покровов. Наружное отверстие этого впячивания есть стигма. У *Peripatus erwardsi* стигмы разбросаны по телу в большом числе и совершенно беспорядочно, у *Peripatopsis capensis* известная часть стигм имеет определенное расположение: с каждой стороны на спинной и брюшной сторонах имеется двойной ряд стигм, гораздо более

многочисленных, чем сегменты. Многочисленность стигм и неправильность их расположения—это признаки примитивности трахей *Protracheata*.

Класс многоножек (*Myriapoda*)

Многоножки имеют более высоко развитую трахейную систему, чем *Protracheata*. Стигмы *Myriapoda* то лежат прямо на поверхности

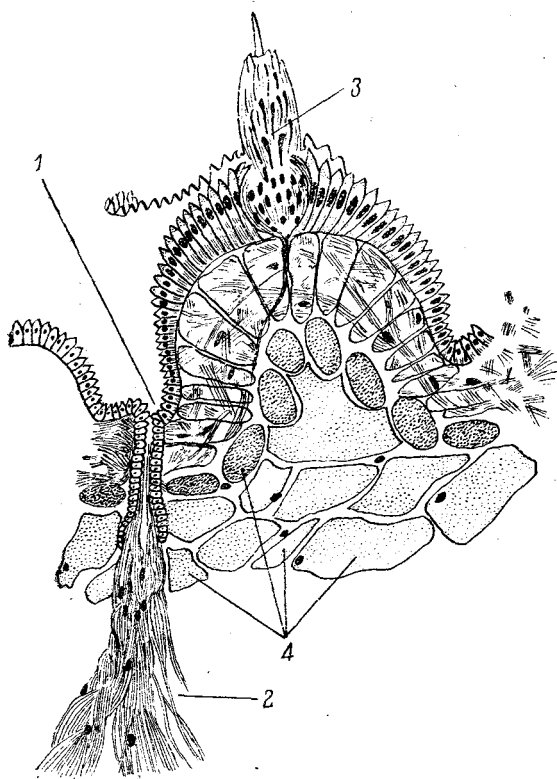


Рис. 234. *Peripatus trinitatis*. Продольный разрез стенки тела с чувствительным сосочком и трахейным пучком.

1 — стигма; 2 — трахейный пучок; 3 — чувствительный сосочек; 4 — перерезанные мышцы (по Гаффону).

тела, то спрятаны в складках кожи. Нередко они прикрываются пучком особых щетинок, не допускающих внутрь стигмы посторонних тел. По сравнению с *Protracheata*, прежде всего наблюдается уменьшение числа стигм. Сначала оно, вероятно, привело к сохранению одной пары стигм на всех сегментах туловища, кроме анального. В дальнейшем может наступать редукция стигм в отдельных сегментах, заходящая иногда очень далеко. Примитивнее всего отношения у *Diplopoda* (рис. 235, А), где на каждый настоящий сегмент приходится одна пара стигм с совершенно самостоятельными пучками многочисленных, но неветвящихся трахей. Следовательно двойные сегменты, которые мы считаем результатом слияния двух метамер, не-

сут по две пары стигм. Трахеи отходят не прямо от стигм, а от трахейного кармана, т. е. глубокого вдачивания кожи. Иногда от одного кармана берут начало два трахейных пучка. Пучки вполне самостоятельны у *Diplopoda*; у *Glomeris*, *Polyxenus* и некоторых других трахей уже ветвятся. К трахейным карманам прикрепляются некоторые из ножных мышц, что, быть может, помогает продвижению воздуха в трахеях. Невольно напрашивается сравнение трахейных

карманов с эндапофизами тем более, что в трех передних туловищных сегментах карманы иногда не имеют соответственных пучков трахей, и даже превращаются в сплошные, плотные образования. Такие карманы без трахей все же гомологичны типичным трахейным карманам, как это доказывается эмбриологией *Craspedosoma* (Wernitsch, 1910). В VII двойном сегменте *Craspedosoma* один из его двух карманов превращается с каждой стороны тела в плотную палочку, однако у молодого животного, состоящего из двадцати шести члеников, мы имеем вместо этого нормальные трахейные карманы с трахеями. У *Julus* в каждом двойном сегменте передние карманы посылают от себя тонкие трахеи, похожие на таковые *Protracheata*, а задние — более толстые трахеи, похожие на трахеи насекомых; тонкие трахеи четырех—шести сегментов соединяются (не анастомозируя) в мощные продольные пучки, заходящие в передние туловищные сегменты и в голову. Наиболее разнообразны трахеи у рода *Lysidipetalum*, где имеются тонкие равнокалиберные трахеи, короткие и сужающиеся на концах трахеи, амфиболические трахеи со вставленными в них железистыми участками, и, наконец, анастомозирующие трахеи вокруг преддильных желез.

У *Chilopoda* трахейная система менее примитивна: трахеи ветвятся и анастомозируют друг с другом (кроме *Anamorpha*), только у *Geophilidae* все туловищные сегменты, кроме I и двух последних, несут по

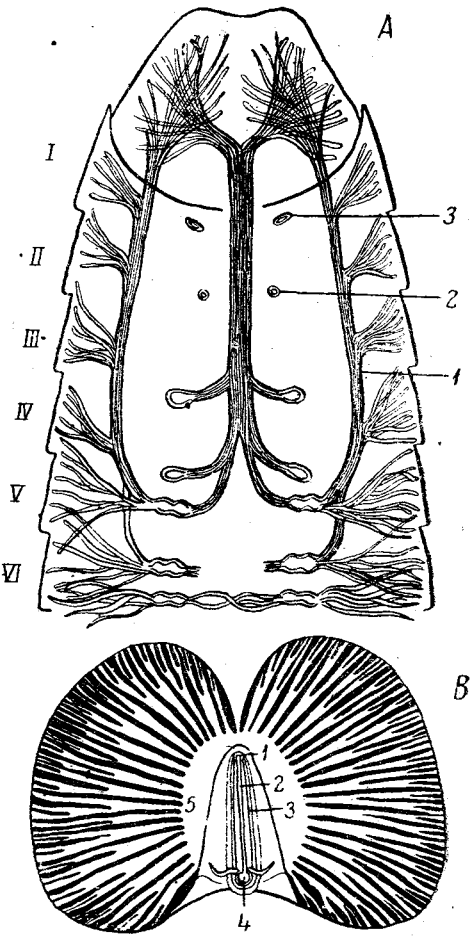


Рис. 235. А — расположение трахей в передней части *Julus mediterraneus*.

1 — трахеи; 2 и 3 — хитиновые образования I и II сегментов, отвечающие стигмальным карманам; I—VI — передние шесть туловищных сегментов.

В — трахеи спинного щитка *Scutigera coleoptrata*.

1 — переднее отверстие стигмы; 2 и 3 — наружная и внутренняя щели; 4 — заднее отверстие стигмы; 5 — воздухоносная полость (из Ланга).

паре стигм. У *Lithobius* и *Scolopendridae* стигмы, начиная с III туловищного сегмента, обычно расположены через один сегмент. У *Scutigera* (рис. 235, B) они имеются на семи сегментах из пятнадцати и представляют ряд особенностей. Стигмы непарны и лежат на спине. Каждая стигма ведет в карман, от которого радиально расходятся до трехсот однократно или двукратно дихотомизирующих трахей. У отряда *Rauropoda* трахеи, быть может в связи с малыми размерами этих животных, отсутствуют. Оригинальнее всего устроен трахейный аппарат у *Symphyla*. У них всего одна пара стигм, и притом на голове, — случай, единственный среди всех *Arthropoda*. По нашему мнению, трахеи *Symphyla* не гомологичны трахеям прочих многоножек.

Класс насекомых (Insecta)

Дыхательный аппарат насекомых достигает такой сложности строения, которой могут позавидовать даже высшие позвоночные. Это — сложнейшая сеть пронизывающих все тело трахей, в общем

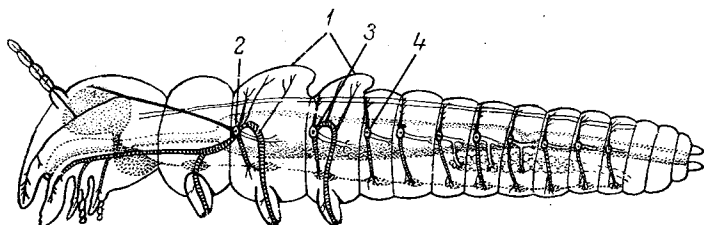


Рис. 236. Схема трахейной системы Insecta.

1 — зачатки крыльев; 2 — первая пара грудных стигм, посылающая трахеи к голове и головным конечностям, к передним двум парам ходных ног и к передней паре крыльев; 3 — вторая пара грудных стигм, снабжающая трахеями органы заднегруды; 4 — передняя из восьми пар брюшных стигм (из Вебера).

устроенная по тому же типу, как у многоножек, но несравненно более высоко дифференцированная. Однако у отдельных групп насекомых дыхательная система может быть устроена и по сравнительно простому типу или даже вовсе отсутствовать. В общем можно по сложности строения наметить три большие группы насекомых.

1. Кожное дыхание, трахеи совсем отсутствуют. Такие отношения имеются у самых низших насекомых, а именно: у части *Protura* (*Acerentomon*) и у *Poduridae*. Впрочем, вряд ли эту черту можно в данном случае считать филогенетически древней. Отсутствие трахей у *Protura* можно объяснить их малыми размерами, при которых животным достаточно одного кожного дыхания. Трахеи отсутствуют также у молодых личинок некоторых водных насекомых (*Trichoptera*, *Hymenoptera*, *Ephemeroptera*) и у некоторых паразитов (циклопоидных личинок паразитических *Hymenoptera*).

2. Трахейная система состоит из нескольких пар независимых метамерных трахейных пучков, или трахеомер (рис. 236). Таковая свойственна прежде всего всем Apterygota, кроме Protura (рис. 237) и Poduridae. При этом у части Apterygota (*Lepisma*) мы имеем расположение трахей, характерное для большинства насекомых: две пары стигм на средне- и заднегруди и восемь пар стигм на передних восьми сегментах брюшка. У других Apterygota число стигм обыч-

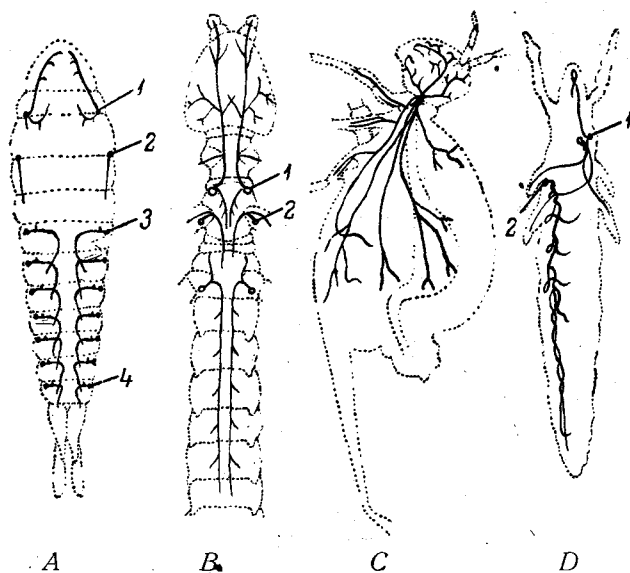


Рис. 237. Трахейная система Apterygota. А — *Machilis*; В — *Campodea*; С — *Sminthurus*, сбоку; D — *Eosentomon* (трахеи изображены частью лишь справа, частью лишь слева).

1, 2, 3, 4 — грудные и брюшные стигмы (из Вебера).

новенно не достигает десяти пар. У *Machilis* (рис. 237, А) их девять пар (две плюс семь), у *Campodea* (рис. 237, В) три пары (три плюс ноль) и т. д. Сегменты, лишенные стигм, снабжаются веточками трахей, заходящими из соседних члеников. От каждой стигмы отходит сильно ветвящийся, но несообщающийся с трахеями соседних сегментов трахейный ствол. Впрочем у части Apterygota уже имеются трахейные анастомозы.

Трахейная система некоторых Apterygota отличается рядом трудно объяснимых особенностей, которые даже заставляют сомневаться в гомологичности ее таковой прочих Insecta (Handlirsch).

Так, у Campodeoidea число стигм может возрастать за счет образования на двух грудных сегментах двух пар «дополнительных» стигм, быть может вторичного происхождения; таким путем стигмальная формула *Jarux* равна четырем плюс восемь — единственное

из насекомых с двенадцатью парами стигм. Среди крылатых насекомых лишь очень незначительное число Coleoptera и Rhynchota обнаруживает первичную раздельность трахеомеров.

3. Трахейная система общая, с анастомозирующими трахеомерами. Таковая имеется у всех крылатых и у части Thysanura. По количеству включающихся в ее образование трахеомеров насекомых, по почину *Palmen* (1877), делят на несколько групп.

а) *Holopneustica*. К этой категории относятся формы с наиболее частым и типичным расположением стигм.

Они образуют непрерывный ряд, начиная с среднегруди и до *VIII* брюшного сегмента включительно ($2 + 8$). Прочие сегменты брюшка (*IX—XI*) стигм никогда не имеют. Сюда относятся многие Orthoptera, Isoptera, Rhynchota, а также часть Hymenoptera, некоторые Coleoptera и Lepidoptera. Однако очень часто известное число стигм остается замкнутым, и в цепи их получаютсся большие или меньшие прорывы. Все такие формы объединяются в группу:

б) *Hemipneustica*. Сюда относятся, главным образом, личинки и куколки самых различных насекомых. Трахейная система их мало меняется, несмотря на уменьшение числа стигм, часть которых, как сказано, не функционирует, но все же присутствует в замкнутом виде. При превращении во взрослое насекомое замкнутые стигмы нередко раскрываются, и тогда животное из категории *Hemipneustica* переходит в категорию *Holopneustica*. Иногда даже на личиночной фазе число стигм увеличивается с каждой линькой. Так, у перепончатокрылого *Perilampus* личинка после вылупления имеет всего одну пару стигм, на второй личиночной стадии приобретает другую, на третьей обладает семью парами и, наконец, число стигм животного доходит до девяти пар.

Гемипнейстичные насекомые могут быть, в свою очередь, разбиты на серию разделов:

1) *Peripneustica*. Заднегрудь лишена стигм, стигмы среднегруди обычно перемещаются на переднегрудь, далее следуют четыре-восемь стигм брюшка (гусеницы, личинки жуков, пилильщики).

2) *Amphipneustica*. Стигмы имеются только на переднегруди (переместившиеся сюда со среднегруди) и на восьми, а иногда на семи члениках брюшка (личинки Oestridae, Asilidae). Передние и задние стигмы соединены главными продольными трахейными стволами. При превращении личиночные стигмы исчезают, и на смену им выступают лежащие между ними, но у личинок замкнутые имгинальные стигмы. У амфипнейстичных форм передние стигмы иногда развиты слабее задних. Полное выпадение передних стигм приводит нас к разделу:

3) *Metapneustica* с единственной парой стигм на *VIII* членике брюшка (рис. 238) (многие водные личинки жуков и двукрылых, как например *Dytiscus*, *Eristalis* и др.).

4) *Propneustica*. В известных случаях, наоборот, сохраняются лишь передняя пара стигм на переднегруди (куколки Simuliidae и др.).

Наконец у довольно многих водных личинок (Perlidae, Ephemeroptera, Phryganeidae) стигмы в личиночной фазе вообще отсутствуют, и получается так называемая закрытая трахейная система, сопровождаемая большей частью появлением новых, кожных дыхательных приспособлений, о которых речь впереди.

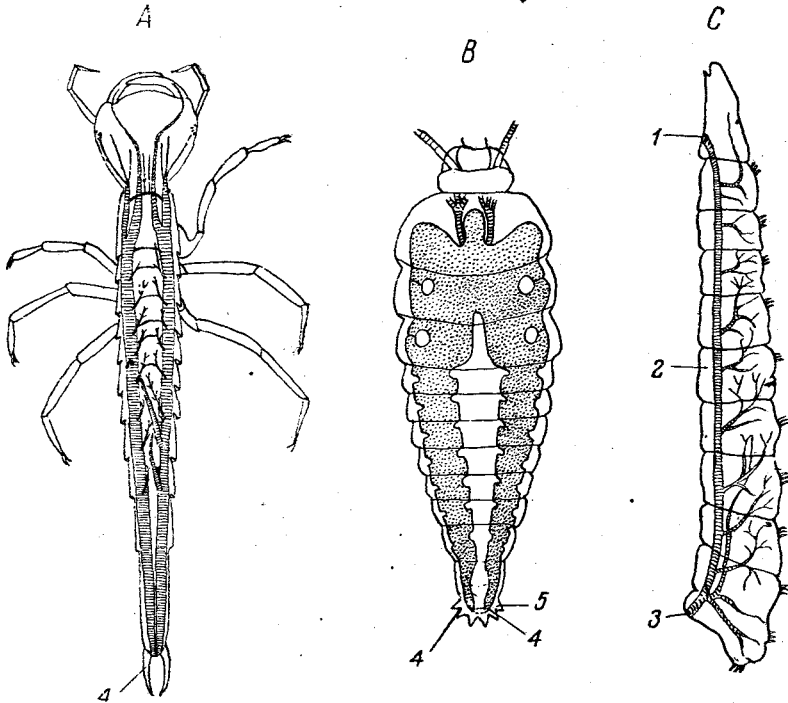


Рис. 238. А — метапнеустичная личинка *Dytiscus*; В — метапнеустичная личинка водяного жука *Cyphon* (Helodidae); С — трахейная система личинки мухи, вид сбоку.

1 — передняя стигма; 2 — продольный трахейный ствол; 3 — задняя стигма; 4 — единственная пара стигм; 5 — анальные трахейные жабры (А — из Ланга, В — по Альт, С — по Рольф).

Строение стигм (рис. 239). В самом простом и первичном случае стигмы имеют вид воронкообразных отверстий (стигмы без губ по Krancher, 1881); в таком виде они сохраняются лишь у некоторых Apterygota (Sminthuridae). Обыкновенно же стигмы вытянуты в вертикальном направлении и обладают двумя губами, расположенными на плотной хитиновой рамке (peritrema). Стигма ведет сначала в так называемое преддверие (atrium), а преддверие переходит уже в трахею. Как у самого входа в стигму, так особенно часто в преддверии образуется педиальный аппарат, не допускающий засорения трахеи посторонними твердыми частицами. Аппарат чаще всего состоит из щетинок, перекрещивающихся концами у входа.

в стигму. Иногда все преддверие усажено очень сложными, разветвленными, сплетающимися в густое сплетение волосками. У личинок многих жуков и мух от одного края стигмы к другому перекидываются хитиновые мостики и, таким образом, единственное крупное отверстие

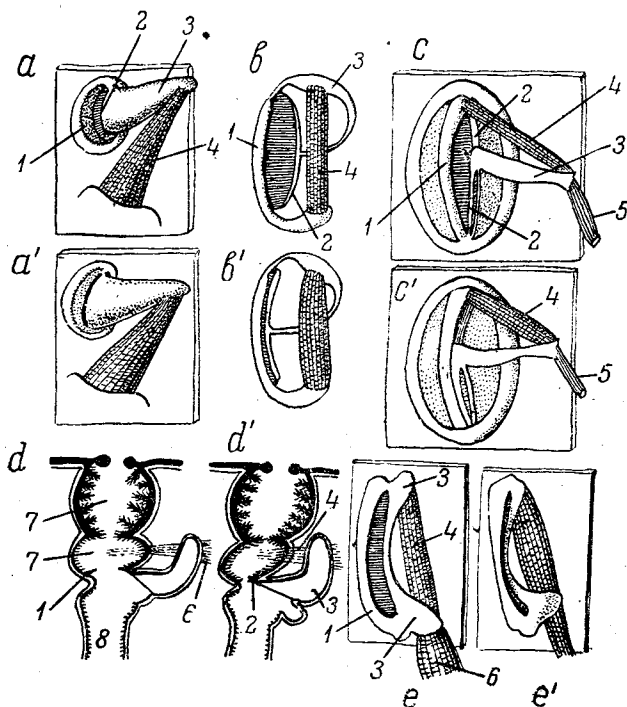


Рис. 239. Схемы замыкательных аппаратов стигм в открытом (*a—e*) и закрытом (*a'—e'*) состоянии; *a* — брюшная стигма Heteroptera; *b* — задняя стигма личинки Dytiscidae; *c* — стигма гусеницы Sphingidae; *d* — брюшная стигма муравья; *e* — брюшная стигма пчелы (*d* — в продольном разрезе, прочие при виде изнутри).

1 — неподвижная губа; 2 — лента; 3 — рычаг; 4 — замыкательная мышца; 5 — эластическая связка; 6 — размыкательная мышца; 7 — преддверие, усаженное цедильными волосками; 8 — трахея (из Вебера).

разбивается на некоторое число более узких щелей. Интересно, что у куколок жуков сем. Lamellicornia, лежащих в плотном (т. е. недоступном для пыли) коконе сложно устроенные фильтры личиночных стигм заменяются простыми круглыми отверстиями без цедилки и замыкательного аппарата; при выходе жука из куколки стигмы вновь приобретают личиночные признаки. Помимо фильтров, вход в стигму снабжен особым замыкательным аппаратом. Строение замыкательных аппаратов у разных Insecta чрезвычайно варьирует, и замыкание совершается на основании нескольких различных принципов.

Проще всего устройство аппарата у заднегрудных стигм *Dytiscus* (рис. 239, б); к нижнему краю щелевидной стигмы прикрепляется снизу мощная замыкательная мышца. Сокращение последней еще более вытягивает щель и при этом заставляет противоположные губы стигмы сходиться.

Брюшные стигмы *Dytiscus* обладают, по A s t, иным устройством. Вход в трахею охвачен хитиновой рамкой, одна губа которой более плотна и неподвижна; другая подвижная губа, или так называемая лента (Band), приводится в движение особым аппаратом. А именно, в ленту упирается перпендикулярный к ней хитиновый рычаг, свободный конец которого связан мышцей с верхним концом неподвижной губы. Сокращением мышцы лента через посредство рычага прижимается к неподвижной губе и зажимает дыхательное отверстие. Кроме мышцы, к свободному концу рычага у гусениц бабочек прикрепляется особая эластическая связка, которая при расслаблении замыкательной мышцы возвращает ленту к ее исходному положению. У некоторых клопов замыкательная мышца одним из своих концов прикрепляется не к неподвижной губе стигмы, а к стенке тела. У некоторых гусениц рычаг отсутствует, но зато имеется, кроме замыкательной, особая размыкательная мышца, прикрепляющаяся к нижнему краю стигмальной ямки. По Соловьеву, у личинок *Cimbex* в замыкании стигмы участвуют четыре, а в размыкании — два специальных мускула. Как отчасти видно из вышесказанного, одно и то же насекомое может в разных участках тела обладать разными типами замыкательного аппарата. Так, у некоторых жуков имеется четыре типа этих аппаратов; на среднегруды, на заднегруды, на передних брюшных и на задних брюшных сегментах.

Трахеи ные стволы. От стигм отходят внутрь тела короткие поперечные стволы, которые типично расщепляются на три ветви: спинную, брюшную и висцеральную. Спинная снабжает трахеями сердце и спинную мускулатуру, брюшная — нервную цепочку и брюшные мышцы, висцеральная — кишку, жировое тело и гонады. Брюшные ветви грудных стигм посылают, кроме того, трахеи в соответственные конечности. Голова и передняя пара ног снабжаются трахеями от среднегрудных стигм. Кроме того имелись, вероятно, у каждой стигмы латеральные ветви, анастомозировавшие с соответственными ветвями соседних сегментов и давшие систему двух латеральных трахейных стволов. Реже путем аналогичных спинных ветвей или же брюшных ветвей образуются еще две пары продольных стволов (спинные и брюшные аркады). Кроме того в одном и том же сегменте обе стигмы могут связываться при помощи поперечного стволыка. Продольные стволы иногда образуют местные вздутия, лишенные спиральной нити, — это воздушные мешки (рис. 240). Они сильно развиты у пчел и мух, в груди *Dytiscus*. У водных личинок жуков *Nelodidae* продольные стволы на всем своем протяжении превращаются в мешки (рис. 238, В). Реже, например у *Melolontha* (рис. 240, А), вместо крупных мешков, трахейными ветвями кишечника образуются сотни мелких ампул. Ампулы чаще

всего развиты у длительно летающих жуков (пластинчатоусые, златки).

На всем своем протяжении трахеи выстланы хитиновой кутикулой со спиральным утолщением — спиральной нитью (рис. 241); иногда спиральная нить усложняется образованием на ней коротких шишечков (*Cerambycidae*) и т. п. Обычно трахеи — цилиндрической формы, несравненно реже они несколько сплюснены. Трахеи цилиндрической

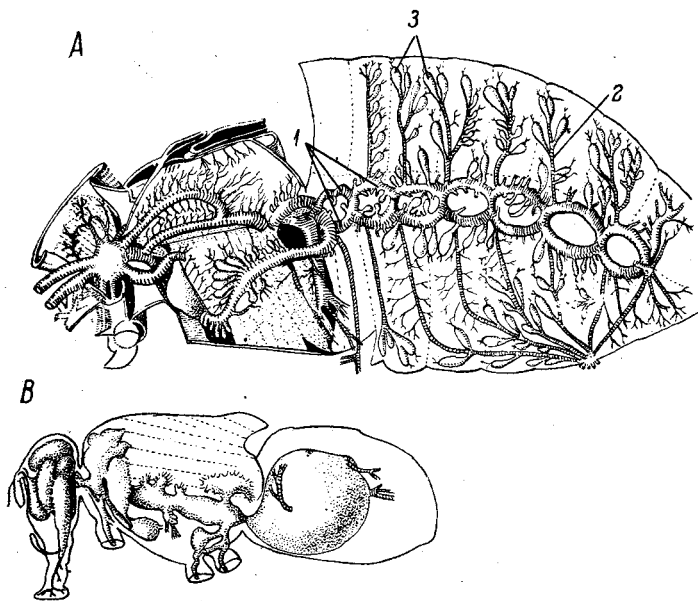


Рис. 240. Трахейные системы с воздушными мешками. А — *Melolontha vulgaris*, правая половина туловища видна изнутри, стенки правой половины брюшка расправлены в одной плоскости. 1 — боковые стволы, которые раздвигаются и образуют аркады; 2 — спинные трахейные ветви; 3 — мелкие воздушные мешочки.

В — воздушные мешки *Musca domestica*, врисованные в контуры тела
(из Вебера).

формы не могут менять своего объема под влиянием дыхательных движений, тогда как сплюсненные, обычно имеющие на разрезе овальную или бисквитообразную форму, могут менять свой объем, что способствует их вентиляции (Мончадский, 1936). Самые концевые веточки трахей лишены спиральной нити и замыкаются ветвистой концевой клеткой, отростки которой, пронизанные продолжениями трахей, оплетают клетки различных тканей, доставляя им кислород. Эти внутриклеточные окончания трахей называются трахеолами. Трахеолы могут проникать даже внутрь отдельных клеток обслуживаемых ими тканей.

Происхождение трахей трактуется различно. С одной стороны, есть авторы, производящие трахеи от сначала небольших, потом впячивающихся глубоко под кожу кожных железок (Kennel), в пользу чего приводится простое строение трахей Protracheata. Bernard (1892) неправильно считает за предшественников трахей такие высокоспециализированные образования, как щетинковые железы Polychaeta. Наконец Lang (1903) склонен считать трахейную систему за гомолог протонефридальной системы Platodes. В пользу своего мнения он приводит морфологические черты сходства протонефридиев с трахеями; разветвленность, сначала межклеточный, потом внутриклеточный ход, звездчатые клетки на концах. Нам думается, что производить трахейную систему, высокоспециализированную в одном отношении, от образований высокоспециализированных в другом направлении было бы неправильно. Гораздо вероятнее, что у разных представителей Arthropoda (мокрицы, паукообразные, Tracheata) переход к наземному образу жизни сопровождается образованием кожных впячиваний дыхательного значения. Эти впячивания могут быть и новообразованными, которые не имеют перед собой предшественников иного физиологического значения.

Дыхание при помощи трахей. Дыхание происходит через стигмы: замазывание стигм маслом или лаком быстро приводит насекомое к гибели. Однако вопрос о вентилировании воздуха такой системы тончайших ветвящихся трубочек, какой является трахейная система, вызывает много недоумений. Повидимому большую роль при дыхании играет диффузия кислорода в трахеи из внешней среды, основанная на разнице в его парциальном давлении. Возможность правильного вентилирования трахей становится особенно удивительной у тех членистоногих, которые не имеют никаких специальных дыхательных движений. Таковы все Arachnoidea и Myriapoda, а также личинки многих Insecta (гусеницы, некоторые жуки). В таких случаях смена воздуха в трахеях и перемещение его в стволах обеспечивается пассивно различными движениями тела и внутренних органов животного.

Однако большинство взрослых насекомых обладает специальными ритмическими дыхательными движениями, воздух то насасывается в трахейную систему, то выталкивается из нее. В общем наличие дыхательных движений может быть поставлено в связь со следующими факторами: 1) с размерами тела; движения отсутствуют

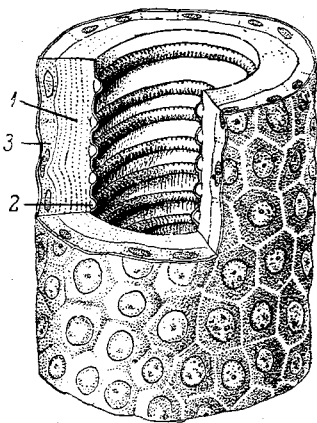


Рис. 241. Вырезанный участок трахейного ствола гусеницы *Deilephila euphorbiae*.

1 — хитиновая кутикула, выстилающая трахею; 2 — спиральная опорная нить; 3 — эпителий трахей (из В е б е р а).

у очень мелких форм; 2) со степенью дифференцировки трахейной системы; дыхательные движения имеются, главным образом, у насекомых с богато разветвленной трахейной системой; 3) с относительной потребностью животного в усиленном газовом обмене; личинки, ведущие более медлительный образ жизни, обычно лишены дыхательных движений; наоборот, очень подвижные хищники обладают наиболее сильными дыхательными движениями.

Дыхательные движения производятся, главным образом, сегментами брюшка. Plateau установил несколько типов дыхательных движений: а) при крепких, выпуклых стернитах тергиты ритмически поднимаются и опускаются, тогда как стерниты остаются неподвижными (Coleoptera, Rhynchota, Orthoptera); б) стерниты поднимаются и опускаются очень сильно, тергиты гораздо слабее; брюшко при этом сдавливается с боков (Diptera, Hymenoptera, часть Orthoptera); в) стерниты и тергиты одинаково подвижны (Neuroptera, Lepidoptera). При дыхании вертикальный диаметр тела изменяется обычно сильнее, чем горизонтальный. Чаще всего движения происходят синхронно во всех сегментах брюшка, иногда (у *Tipula* и др.), однако, они идут волнообразно, причем передние сегменты выдыхают, в то время как задние вдыхают, и обратно. Число дыхательных движений сильно варьирует. У *Lucanus* оно равно 20—25 в минуту, у стрекоз 30—35, у *Locusta* 50—55, у *Cybister* временами до 75. По Parhon 1 кг пчел при 20° С требует в 1 час 30 000 см³ кислорода весной (в период усиленной деятельности), 17 000 — летом, 22 000 — зимой.

Дыхание Insecta, живущих в воде, бывает либо воздушным, либо настоящим водным, соответственно с чем вырабатываются две разные категории приспособлений. У первой категории насекомых главное назначение адаптаций заключается в том, чтобы захватить с водной поверхности запас воздуха, с которым животное потом ныряет в воду и дышит на его счет. У таких насекомых стигмы остаются открытыми, и сама трахейная система остается без изменений. Захват воздуха производится различными способами, но все же можно наметить два главных способа.

а) Пузырьки воздуха зажимаются между различными отделами тела и уносятся под воду. К этому типу относится *Dytiscus*, забирающий воздух под надкрылья, в то время как он периодически выставляет задний конец брюшка из воды. Corixidae ловят пузырьки воздуха, зажимая их между головой и переднегрудью или между передне- и заднегрудью; кроме того, взрослые Corixidae имеют еще запас воздуха под крыльями. У водолюба (*Hydrous*) особое устройство усиков позволяет жуку, приложив их снизу к поверхности воды, проводить при их помощи воздух к переднегрудь, которая облекается тонким слоем воздуха (рис. 242, А).

К этому же разделу можно отнести крупные, широкие чешуи, покрывающие тело *Antarctophthirius* с морского леопарда (*Ogmorhinus*). Чешуи поднимаются вертикально и затем прижимаются к телу, придавливая к нему слой воздуха. Вероятно именно это приспособление дает *Antarctophthirius* возможность жить на всей поверхности

тела хозяина, даже на местах, редко выступающих из воды. Наоборот лишенный чешуй род *Echinophthirius* живет у тюленей только на голове и особенно на морде, т. е. на частях тела, наиболее часто приходящих в соприкосновение с воздухом.

б) На теле вырабатывается покров из тонких, мелких, так называемых гидрофильных волосков. Вследствие этого при погружении в воду к телу снаружи пристает тонкий слой воздуха, служащий для дыхания. Второй тип представлен среди *Insecta* гладышем (*Noto-*

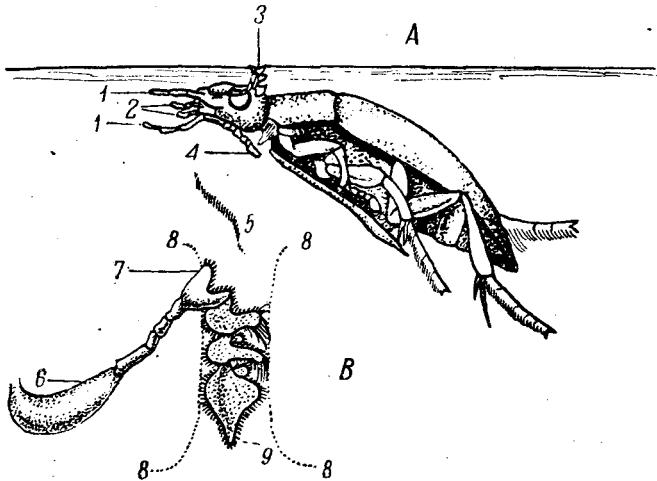


Рис. 242. А — *Hydophilus piceus*, дышит при помощи левого сляжка (3), выставленного в согнутом положении на поверхность воды. В — левый сляжок *Hydophilus* при большем увеличении.

1 — челюстные щупики; 2 — нижнегубные щупики; 3 — левый сляжок; 4 — правый выпрямленный сляжок; 5 — уровень поверхности воды; 6 — основной членок сляжка; 7 — место сгиба сляжка; 8 — стенки углубления, образуемого водой вокруг согнутой головки сляжка; 9 — конец сляжка (по Н и ц ш у).

necta) со слоем гидрофильных волосков на нижней стороне брюшка, скорпионницей (*Nepa*), *Naucoris*, жуками *Donacia* и др.

с) Края одной пары стигм вытягиваются в длинный сифон, конец которого остается над водой при погружении в нее животного. К этому типу принадлежит *Nepa* с ее вытянутым задним концом брюшка, на котором помещаются стигмы. Личинка крыски (*Eristalis*, рис. 243, А) обладает на заднем конце брюшка длинным хвостобразным выростом со стигмами на конце, куколка *Ptychoptera* имеет длинную дыхательную трубку на груди (рис. 243, В—Д), а у личинки *Stratiomys* сами задние членики брюшка вытягиваются в длинную трубку, функционирующую в качестве сифона. Аналогичные приспособления встречаются и у насекомых, живущих не в воде, а в какой-нибудь другой жидкой среде; таковы два короткие

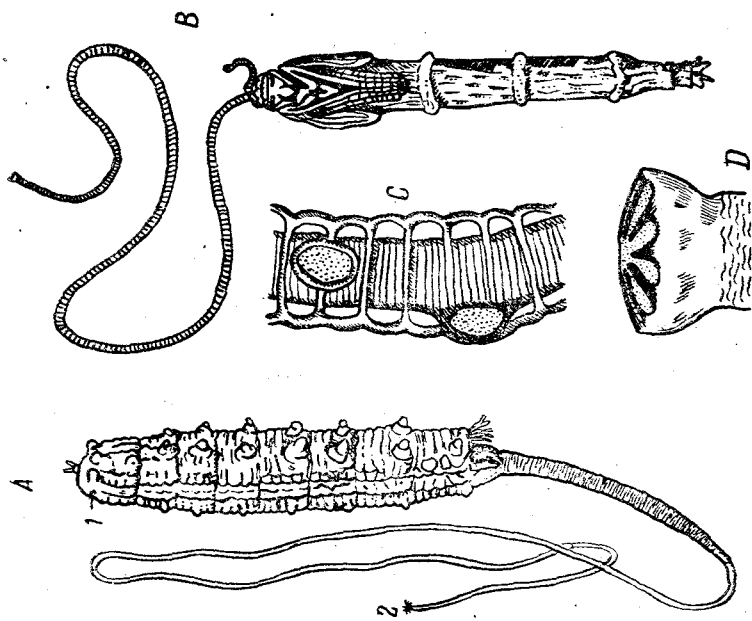


Рис. 243. А — личинка крыски (*Eristalis*) с вытянутой дыхательной трубкой. В — куколка *Ptychoptera paludosa* с проторакальной дыхательной трубкой; С — участок дыхательной трубки *Ptychoptera*; D — конец трубки со стигмой. (А — по Берлезе, В, D — по Майалу).

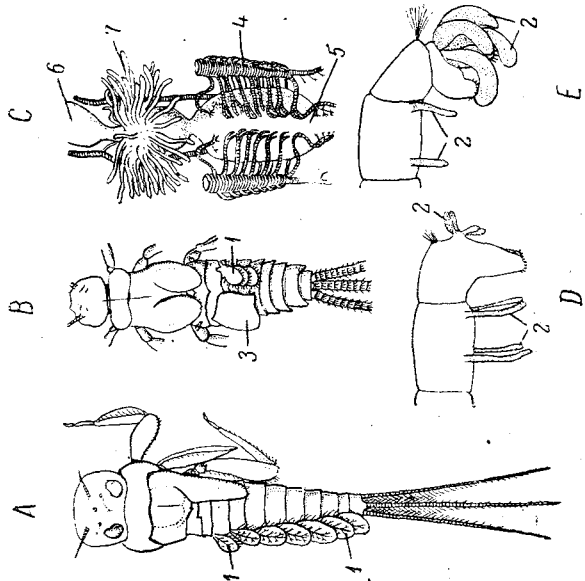


Рис. 244. Трахейные жабры личинок *Pteronotus* и *Odonata*. А — *Pteronotus longicauda* со спинными удалены зачатки крыльев, справа — трахейные жабры; В — *Tricorytus*, со спинными; С — задний отдел кишки личинки *Aeschna* с снабжающими ее стенки трахеями; D — личинка *Chironomidae*, задний конец тела; E — то же из небольшой горной лужи, с увеличенными анальными кровяными жабрами.

1 — трахейные жабры; 2 — кровяные жабры; 3 — жаберные покровы (справа удалены); 4 — продольные трахейные стволы с их веточками; 5 — задняя кишка; 6 — средняя кишка; 7 — мальпигиевы сосуды (из Вебера).

сифона на заднем конце личинки *Teichomyza fusca* из человеческих экскрементов.

Очень интересен факт, что некоторые из воздуходышащих водных насекомых добывают нужный им воздух не из атмосферы, но из растений. Личинки *Dopasia* живут на корнях прибрежных водяных растений; на заднем конце тела их имеется пара острых серпов со стигмами на конце. Личинка вонзает серпы в ткани растения, причем воздух поступает в стигмы из воздухоносных трубок растения.

Насекомые с настоящим водным дыханием прежде всего обнаруживают переход от открытой к закрытой трахейной системе: происходит замыкание стигм. В связи с этим, либо наступает кожное дыхание, а трахейная система редуцируется отчасти (личинки *Corethra*), или вполне (молодые личинки части *Trichoptera*, *Ephemeroptera*), либо трахеи сохраняются, но дыхание осуществляется при помощи новообразующихся аппаратов другого рода — *кожных жабер*.

В большинстве случаев жабры функционируют в тесной связи с сохранившейся, но замкнутой, трахейной системой и получают название *трахейных жабер* (рис. 244, А, В, рис. 245). Это — тонкостенные выросты тела, в которые входят богато ветвящиеся и анастомозирующие трахейные веточки, берущие начало из главных трахейных стволов. Воздух, растворенный в воде, диффундирует через тонкие стенки жабер в их трахейную сеть, а отсюда распространяется в трахеи остального тела. Такие наружные трахейные жабры имеют самую разнообразную форму (пластинок, ветвистых кустиков и т. п.) и могут встречаться на самых различных местах тела (рис. 246). Богаче всего разнообразие трахейных жабер у личинок *Ephemeroptera*. У *Heptagenia longicauda* (рис. 244, А) они сидят на семи передних члениках брюшка и имеют вид парных пластинок, под каждой из которых помещается пучок жаберных нитей. У *Oligoneuria* имеется, кроме того, два пучка трахейных жабер у основания головы, а у *Iolia* жабры есть и на голове, и на брюшке, и на груди. У замечательно интересных личинок

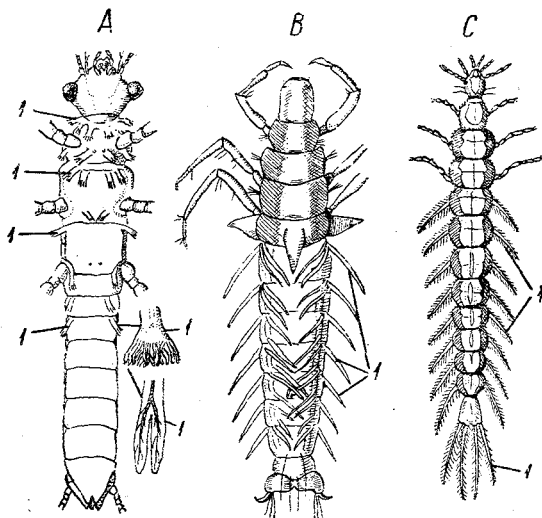


Рис. 245. Трахейные жабры насекомых. А — *Pteronarcys regalis* (Plecoptera); В — *Phryganea*; С — *Gyrinus marinus*.

1 — трахейные жабры (из Вебера).

Prosopistoma вырабатывается даже особая жаберная полость, служащая для помещения и защиты жабер. Она образована снизу покровами спины, сверху — сводом из зачатков крыльев и сообщается с внешней средой тремя отверстиями: двумя переднебрюшными для входа воды и одним заднеспинным, через которое вода выталкивается из-под крылового свода. Трахейные жаберы поденок возникают, лишь начиная со второй линьки, до тех же пор личинки обладают только

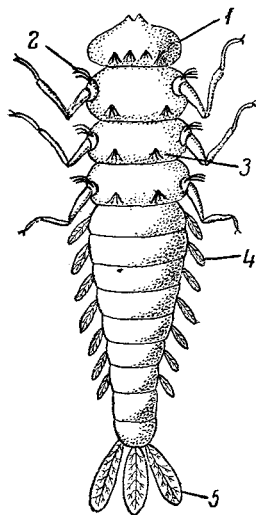


Рис. 246. Схема, иллюстрирующая все возможные случаи положения трахейных жабер, соединенные на одной личинке типа веснянок.

1—головные жаберы; 2—ножные; 3—грудные; 4—брюшные; 5—хвостовые. (Оригинал.)

диффузным кожным дыханием. Генетической связи между жабрами и стигмами нет, ибо их локализация не совпадает. У личинок Perlidae жаберы тоже могут развиваться в различных местах. Часть их совпадает по расположению с жабрами Ephemeroptera, некоторые же занимают иное положение. Среди таких отметим коксальные жаберы *Taeniopteryx*, напоминающие эпиподиты раков. У Perlidae довольно крупные рудименты трахейных жабер сохраняются иногда и во взрослом состоянии (*Pteronarcys regalis*, рис. 245, А, *Nemura lateralis*). У взрослых веснянок жаберы уже не имеют дыхательного значения. У личинок Diptera трахейные жаберы встречаются редко, составляя иногда дополнение к дыханию открытыми стигмами: четыре маленьких жаберы вокруг порошицы у Culicidae, два маленьких жаберных пучка на переднем конце тела у *Teichomyza*.

Среди стрекоз личинки Agrioninae обладают на заднем конце брюшка тремя листовидными жабрами с ветвящимся в каждой из них трахейным стволиком. Эти жаберы не являются, однако, единственным источником кислорода для животного, ибо обрезание их не влечет за собой гибели личинки.

Гораздо реже водные личинки насекомых обладают внутренними трахейными жабрами (рис. 244, С). У личинок *Aeschna*, *Libellula* эти жаберы имеют вид шести рядов нежных пластинок, образованных стенками задней кишки и пронизанных богатой сетью трахей. Вода всасывается и выталкивается из кишки через порошицу.

Принципиально отличны от трахейных жабер жаберы кровяные (рис. 244, D, E). Так называют тонкостенные выросты тела, не содержащие специальной трахейной сети, но занятые продолжением полости тела, в которой циркулирует кровь. Кровяными жабрами, чаще всего в виде пальцевидных или щупальцевидных выростов, обладают личинки многих водных жуков (*Pelobius*), некоторые личинки Chironomidae и др. Необходимо отметить, что в последнее

время дыхательная функция кровяных жабер берется под сомнение. Wigglesworth (1933), Мончадский (1934) и др. приписывают им скорее осморегуляторную функцию.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (Echinodermata)

Дыхание иглокожих большей частью сводится к примитивному кожному или кожно-жаберному способу дыхания. Однако следует заметить, что Echinodermata — единственная большая группа водных животных, у которой часто и разными путями возникают органы дыхания впяченного типа. Быть может это зависит от сильного развития субэпителиального известкового скелета. Но, в общем, большинство Echinodermata дышат всеми подходящими для этого, хотя и специально неприспособляющимися к дыхательным функциям участками тела.

Морские лилии (Crinoidea). Функция дыхания у них отчасти выполняется амбулакральными щупальцами, основное значение которых, повидимому, заключается в том, чтобы служить органами дыхания. Отсутствие специализации в отношении дыхательной функции, сказывается в неразветвленности щупалец. Кроме щупалец, в дыхании принимает участие задняя кишка. Анальный конус лилий ритмически сокращается. Поэтому и Cuenot (1891) и Lang полагают, что через порошницу поочередно втягивается и выталкивается вода и что этот ток воды служит для целей дыхания.

Морские звезды (Asteroidea). У многих звезд по всей поверхности тела рассеяны небольшие кожные сосочки, в которые продолжается полость тела (рис. 247, А). Это — кожные жабры. Они тонкостенны, обладают тонким слоем мускулатуры, покрыты снаружи и выстланы внутри мерцательным эпителием. Сем. Astropectinidae обладает жабрами лишь на аборальной стороне, что Mc Bride объясняет их привычкой частично зарываться оральной стороной в грунт. Быть может частично дыхательным целям служат и амбулакральные ножки.

Змеехвостки (Ophiuridea). У змеехвосток лишённые присосок амбулакральные щупальца играют несомненную роль в дыхании, чему способствуют изгибания рук, сменяющие воду вокруг щупалец. По данным авторов, некоторые зарывающиеся в песок змеехвостки оставляют один — два луча над поверхностью грунта для обеспечения дыхания.

Большое значение в дыхании приписывается пяти парам половых бурс, которые открываются наружу на нижней стороне диска щелевидными отверстиями. Стенки бурс (рис. 247, В) выстланы мерцательным эпителием, который, может быть, служит для обновления воды в бурсах. Однако и здесь эти органы не специального дыхательного значения. Бурсы служат для опоражнивания поступающих в них из гонад половых продуктов, иногда — для вынашивания молодёжи.

Морские ежи (Echinoidea). Наружными органами дыхания у ежей являются прежде всего пять пар радиально располо-

женных вокруг рта кожных жабер (рис. 248, В). Они имеют форму маленьких кустиков. Однако эти жабры могут снабжать кислоро-

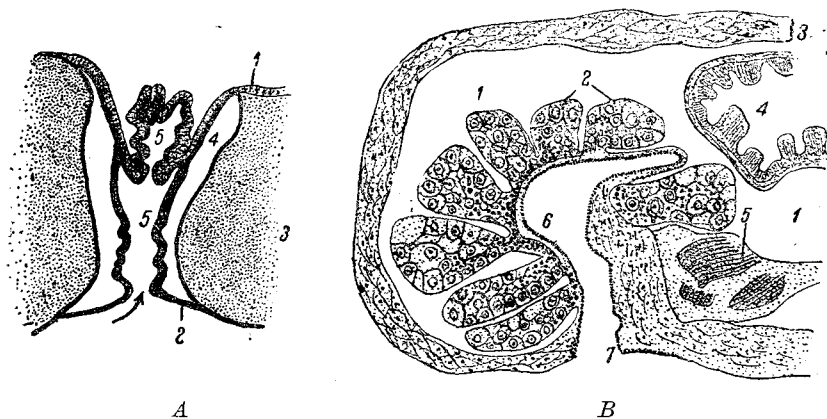


Рис. 247. А — продольный разрез через втянутую папулу, или кожную жабру *Asterina gibbosa*.

1 — наружный эпителий тела; 2 — перитонеальный эпителий; 3 — пластинка подкожного скелета; 4 — полость внутри основания папулы; 5 — внутренняя полость папулы, представляющая продолжение целома.

В — продольный разрез через бурсу *Ophioglypha albida*.

1 — полость тела; 2 — яичники; 3 — стенка тела; 4 — разрез кишки; 5 — мускулы; 6 — полость бursy; 7 — наружная половая щель бursy (по Гаману).

дом лишь околоротовой отдел целома. Околоротовые жабры отсутствуют лишь у *Cidaridae* и *Clypeastroidea*.

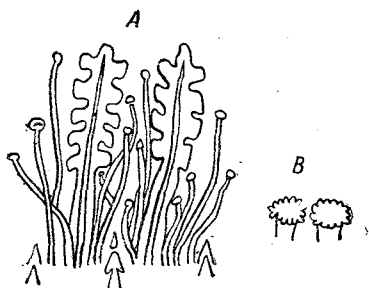


Рис. 248. А — амбулакральные ножки, превращенные в жабры, с петалодиев *Clypeaster*; В — пара околоротовых кожных жабер правильного морского ежа (А — по Бадеру, В — оригинал).

Кроме них дыхательную функцию, в качестве побочной, выполняют и крайне длинные и нежные амбулакральные ножки ежей. Особенно специализованы в этом направлении ножки аборальной стороны тела у *Irregularia*. На аборальной стороне имеется пять лепестковидных амбулакральных полей, окаймленных каждое двумя рядами ножек. Эти ножки (рис. 248, А) не только пространственно резко отграничены от двигательных ножек оральной стороны, но и в морфологическом отношении сильно изменены. Они лишены присосок и концевой диска, они короткие и плоские, но с лопастыми или пальчатыми выростами по краю. Это, несомненно, дыхательные приспособления.

Кроме наружных дыхательных органов, дыханием ежей заведует отчасти кишечник, а именно его сифон. У примитивных *Cidaridae* на протяжении первой трети средней кишки имеется глубокий мер-

пательный продольный желобок. У прочих ежей желобок на большей части своего протяжения отщепляется от кишки и превращается в тонкую самостоятельную трубку, которая, однако, на обоих своих концах открывается в кишку. Уже Реггье при помощи опытов с фуксином показал, что при помощи сифона вода прямо из пищевода переводится во вторую петлю кишки, минуя переднюю треть средней кишки; по кишке же следует лишь пища. По Негри, сифон делает до 15 раз в минуту перистальтические волнообразные сокращения, прогоняющие через него воду. Очевидно сифон есть дополнительный орган дыхания.

У некоторых ежей (*Brissus*, *Brissopsis*, *Schizaster*) из отряда Spatangida имеется еще второй сифон, лежащий между главным сифоном и кишкой; он более узок, чем главный (у *Brissus* диаметр сифонов равен 1 и 3 мм). Отсутствует сифон лишь у отряда Clypeastroidea.

Голотурии (Holothuriodea). Амбулакральные ножки голотурий, благодаря слабому своему развитию и толщине стенок, вряд ли принимают участие в газообмене. Зато околоротовые щупальца, т. е. видоизмененные ножки, несомненно, несут дополнительно дыхательную функцию (особенно у *Dendrochirota* с их большими ветвистыми щупальцами). У Apoda Сиэнот придает большое значение общему кожному дыханию, которое у этих голотурий служит единственным источником получения кислорода. В связи с отсутствием других органов дыхания на внутренней стенке тела Apoda из перитонеального эпителия развивается длинный ряд мерцательных воронок, при помощи которых целомическая жидкость взбалтывается в полости тела и легче приводится в контакт со стенками тела, через которые проникает в тело кислород.

У всех Pedata, кроме глубоководных Elasipoda, лишенных специальных органов газообмена, для дыхания служат, главным образом, водяные легкие. Это глубокие впячивания клоаки, далеко вдающиеся в полость тела. Они начинаются общим стволом на спинной стенке клоаки и затем раздваиваются, причем правое легкое нередко бывает крупнее левого. Каждое легкое представляет собой длинный, тонкостенный и обильно ветвящийся мешок, выстланный внутри мерцательным эпителием. Правое легкое свободно лежит в целоме, левое обычно оплетено густой сетью кровеносных сосудов (стр. 493). Водяные легкие вентилируются через мускулистую клоаку. У *Trochostoma* и *Caudina*, зарывающихся в песок, задний конец тела вытянут в хвостик, который, очевидно, высовывается из грунта. Это приспособление, явно аналогичное сифонам роющих *Lamelibranchia*. По Семре и по Негюард, сокращение клоаки производится непрерывно; сначала несколько раз подряд совершается вдыхание, а потом надувшееся водой тело сразу выпускает через отверстие клоаки мощную струю воды.

По Винтерштейн, периодически надевавшему на задний конец животного резиновый колпачок, приблизительно 50—60% всего захватываемого голотурией кислорода поступает в тело через легкие.

Общее об иглокожих

У иглокожих превалирует общее кожное дыхание, особенно сильно выраженное в тонкостенных участках тела (амбулакральные ножки, щупальца). До образования настоящих кожных жабр дело доходит редко (морские звезды, ежи).

ТИП ХОРДОВЫХ (Chordata)

У всех низших Chordata для дыхания служит передний отдел кишечника.

ПОДТИП ПЕРВИЧНОХОРДОВЫХ (HEMICHORDA)

Подтип образуется классом кишечнодышащих (Enteropneusta), дыхательный аппарат которых представляют жаберные щели глотки.

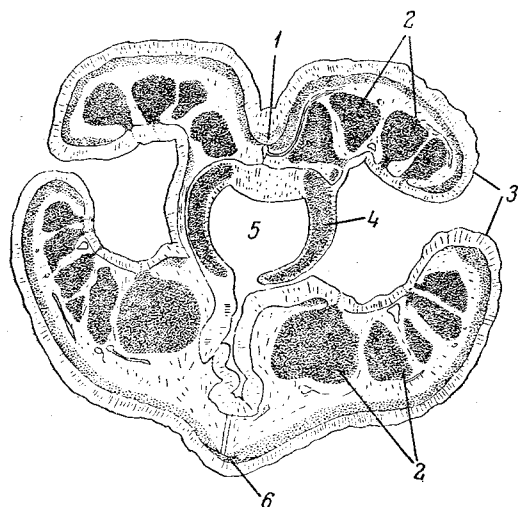


Рис. 249. *Stereobalanus canadensis*, поперечный разрез через жаберный отдел тела.

1 — спинной нервный ствол; 2 — гонады; 3 — поперечные валики; 4 — жаберные дужки; 5 — просвет кишки; 6 — брюшной нервный ствол (по Шпенгелю).

Глотка пронизана по бокам двумя рядами жаберных щелей, которые открываются в жаберные мешки, а последние при помощи наружных жаберных отверстий сообщаются с внешней средой. На заднем конце жаберного отдела кишечника с возрастом происходит новообразование щелей. Они закладываются в виде простых пальцеобразных выпячиваний кишечника, прорывающихся позднее наружу. Спинная и брюшная стенки кишки остаются сплошными. Часть окружности кишечника, прорезанная жабрами, у разных Enteropneusta сильно варьирует в размерах (рис. 249, 250, B—E); она наиболее велика у *Schizocardium*, на-

именее же значительна у *Dolichoglossus*, где жабрами прорезана лишь верхняя половина кишечной трубки. Форма жаберных щелей испытывает у разных представителей Enteropneusta ряд усложнений. При своем образовании жаберные щели округлы; наружные жаберные щели остаются таковыми в течение всей жизни. Внутренние, смотрящие в кишечник щели, прежде всего вытягиваются в дорзо-вентральном направлении и становятся продолговатоовальными. Затем от спинной стенки щели в последнюю вырастает длин-

ный мясистый *язычок*, который не достигает брюшного конца щели и свободно вдается в нее своим брюшным краем. Вследствие этого сама жаберная щель принимает вид подковы, обращенной своей вогнутостью к спинной стороне животного. В таком виде жабры остаются у *Harrimaniidae* и родов *Glandiceps* и *Willeyia*. У *Ptychoderidae* и родов *Spengelia* и *Schizocardium* каждая ветвь подковы подразделяется поперечными мостиками, или синаптикулами, число которых варьирует от шести до пятидесяти (*Balanoglossus jamaicensis*).

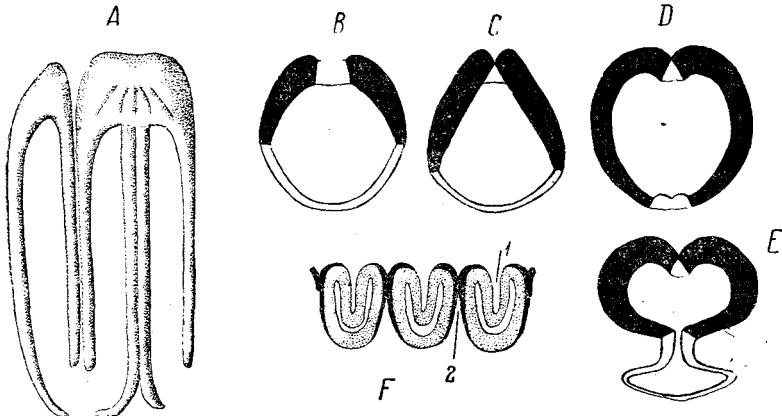


Рис. 250. А — *Dolichoglossus kowalevskyi*; две передние жаберные дужки; В—Е — схема поперечного разреза через жаберный отдел кишечника: у *Dolichoglossus* (В), *Glandiceps* (С), *Schizocardium* (D) и *Glossobalanus* (Е); затущены участки кишки, занятые жаберными щелями; F — *Protobalanus koechleri*; три жаберные щели с жаберным скелетом.

1 — жаберная перегородка; 2 — жаберный язычок (А—Е по Шпенгелю, F — по Коллеру и Менилю).

Для поддержки стенок жаберных щелей образуется особый жаберный скелет. Скелет развивается за счет местных утолщений субэпителиальной соединительнотканной перепонки и имеет вид длинных тонких трезубцев, обращенных остриями к спинной стороне тела (рис. 250, А). Средняя, наиболее толстая, иногда несколько раздвоенная ветвь трезубца залегает в межжаберном промежутке двух соседних жабер, боковые ветви — в их язычках. Таким образом число трезубцев вдвое меньше числа жабер. У форм, обладающих жаберными мостиками, каждая из боковых ветвей трезубца соединяется с срединной ветвью поперечными (по отношению к продольной оси трезубца) скелетными перекладинами.

Число жаберных щелей колеблется от десяти пар (у маленького *Dolichoglossus otagoensis*) и до двухсот — двухсот пятидесяти (у *Balanoglossus clavigerus*). Изредка наблюдается тенденция к олигомеризации жабер, выражающаяся в том, что передние два-три и даже четыре (у *Balanoglossus misakiensis*) жаберных мешка более или менее полно сливаются друг с другом.

У небольшой группы близко родственных кишечнодышащих Pterobranchia дыхательная система имеет тот же характер, но несравненно слабее развита. У *Cephalodiscus* глотка обладает всего одной парой жаберных щелей, у *Rhabdopleura* гомологом жаберных щелей некоторые авторы считают две мерцательные бороздки, расположенные по бокам рта.

Следует ли считать такое устройство жаберного аппарата первичным или, наоборот, рудиментарным, — сказать трудно, но второе — вероятнее. Вследствие перехода к сидячему образу жизни Pterobranchia развили на переднем конце тела пучок щупалец, который принял на себя, кроме того, и дыхательную функцию. Жаберный аппарат в то же время подвергся редукции.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКОВ (TUNICATA)

Для дыхания служит глотка, пронизанная боковыми жаберными щелями. Наиболее сложным устройством жаберного аппарата обладает класс асцидий (Ascidiae). Глотка образует у них объемистый мешок, свешивающийся от ротового сифона книзу и сплюснутый с боков (рис. 202). Кроме узких сплошных лент по медианной линии спини (эпибранхиальная бороздка) и по медиане брюшной стороны (эндостиль), боковые стенки глотки пронизаны многочисленными отверстиями. Последние открываются, однако, не наружу, а в две особые перибранхиальные полости, открывающиеся в свою очередь в клоаку. Клоака представляет собой впячивание эктодермы, а перибранхиальные полости — ее продолжения.

У молодых зародышей некоторых асцидий в течение короткого времени имеются всего две пары жаберных щелей и притом самостоятельно открывающихся прямо наружу. В большинстве случаев образование жаберного аппарата начинается с прорыва двух рядов щелей, причем число щелей в каждом поперечном ряду постепенно увеличивается. Увеличение числа происходит путем прорыва новых щелей по направлению от спинной стороны глотки к брюшной. К первым двум поперечным рядам щелей присоединяются позднее сзади новые ряды, и жаберный аппарат постепенно принимает свой окончательный вид: на каждой стороне глотки жаберные щели образуют многочисленные продольные и поперечные ряды (рис. 251, 252). Стенка глотки принимает решетчатый характер и состоит собственно из тонких продольных и поперечных межжаберных перегородок, покрытых мерцательным эпителием. Некоторые из перегородок утолщаются, образуя на своей внутренней стороне выпуклые продольные и поперечные валики; внутри валиков пробегают главные кровеносные лакуны жаберного аппарата.

Обыкновенно жаберные отверстия имеют форму вытянутых в продольном направлении щелей (только у *Boltenia elegans* и двух — трех других видов щели вытянуты в поперечном направлении). Лишь в редких случаях (*Distoma deeratum* и др.) щели сохраняют эмбриональную округлую форму, в которой они первоначально закла-

дываются. У всех Molgulidae (рис. 251) и у некоторых других асцидий щели имеют вид кривых, изогнутых отверстий.

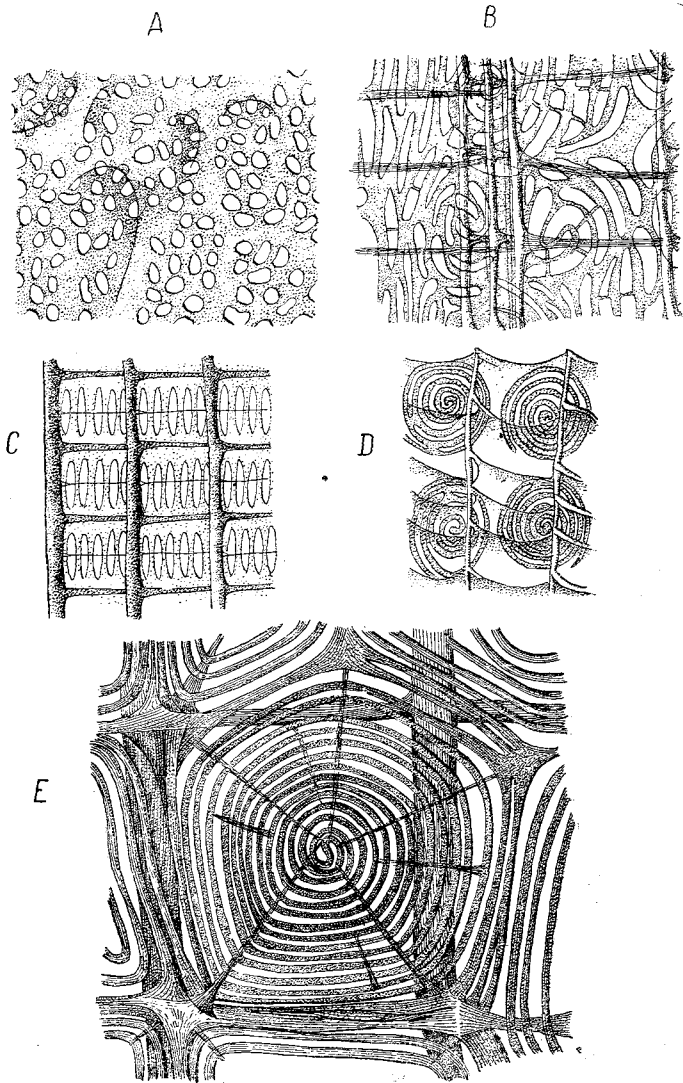


Рис. 251. Различная форма жаберных щелей у асцидий. А — часть стенки глотки *Hypobrythius calycodes*; В — *Molgula pyriformis*; С — *Polysarpa glomerata* — наиболее обычная форма жабер; D — *Corella japonica*; E — *Eugyra kerguelensis* (из Зелигера).

Проще всего устроен жаберный аппарат у тех Synascidiaе, где имеется всего три поперечных ряда щелей (род *Didemnum* и отдельные виды других родов); далее следуют формы с четырьмя—

пятью рядами щелей (*Leptoclinum*, *Distaplia*, *Colella* и др.). У других Synascidiaе число поперечных рядов щелей может достигать до восьми — двенадцати и даже восемнадцати и двадцати (*Polyclinum hesperium* и некоторые другие). У гораздо более крупных одиночных асцидий (Monascidiaе) число рядов значительно больше: иногда двести пятьдесят (*Cione intestinalis*) или даже пятьсот (*Phallusia mamillata*). Число щелей в одном поперечном ряду тоже подвержено сильным колебаниям, причем самые передние и задние ряды

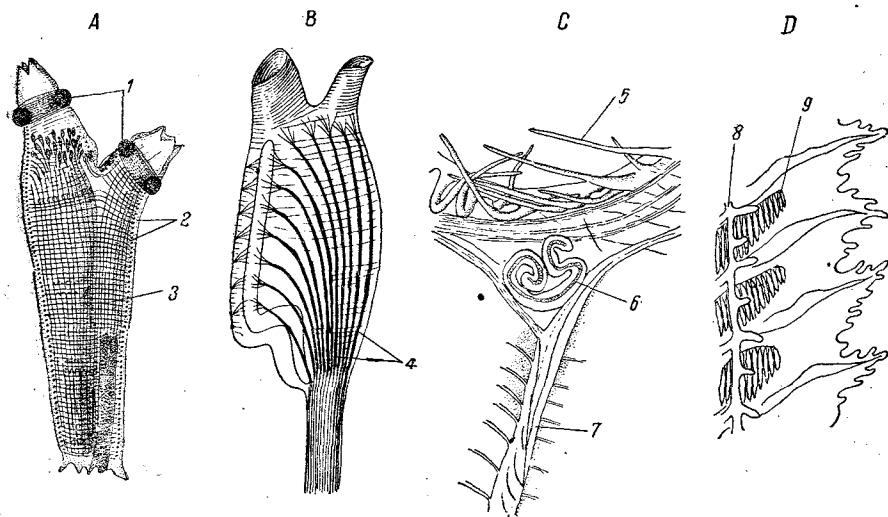


Рис. 252. Мускулатура и дыхательная система асцидий. А — *Polycitor angolani*, сбоку видны мощные сфинктеры сифонов и продольная, а особенно кольцевая мускулатура тела; В — отдельная особь *Clavellina sigillaria*, сбоку; мускулатура стенки тела и стебелька; С — *Asciidiella aspersa*, участок венчика шупалец, мерцательная ямка, эпибранхиальная бороздка; D — *Ascidia prunum*; участок заднего отдела спинной складки глотки с соседними жаберными щелями левой стороны (из К ю к е н т а л я).

1 — сфинктеры сифонов; 2 — кольцевая мускулатура; 3 — продольная мускулатура; 4 — продольные мышцы стебелька; 5 — глоточные шупальца; 6 — субневральная железа; 7 — жаберная бороздка; 8 — продольные жаберные перекладки; 9 — жаберные щели.

могут иметь меньшее число щелей, чем прочие. Размах колебаний напоминает собой вариации числа поперечных рядов. У Synascidiaе число щелей в ряду варьирует от трех до шестнадцати (*Polyclinum meridianum*), у Monascidiaе же доходит до двухсот (*Cione intestinalis*) и даже до пятисот (*Phallusia mamillata*). Число рядов и щелей варьирует даже у разных особей одного и того же вида, в особенности у видов, обладающих многочисленными щелями.

Щели не поддаются учету у асцидий со спиральным расположением их. У многих Molgulidae жаберные щели располагаются в каждом поперечном ряду в несколько спирально расположенных групп. Большей частью в каждой группе щели образуют своей совокупностью одну спираль; однако у некоторых форм (*Molgula*

filholi, *Paramolgula guttula*) щели в группе образуют две, чаще всего закрученные в противоположном направлении, спирали. Спиральное расположение щелей возникло в нескольких семействах асцидий (*Molgulidae*, *Asciidiidae*) независимо. Иногда (*Molgula occulta*, *Ascopera*, *Hypobythius*) жаберные щели разбросаны в полном беспорядке, но Seeliger полагает, что это вторичное явление: подобное расположение возникло из обычного рядового. У *Hypobythius* жаберные отверстия имеют простую округлую форму.

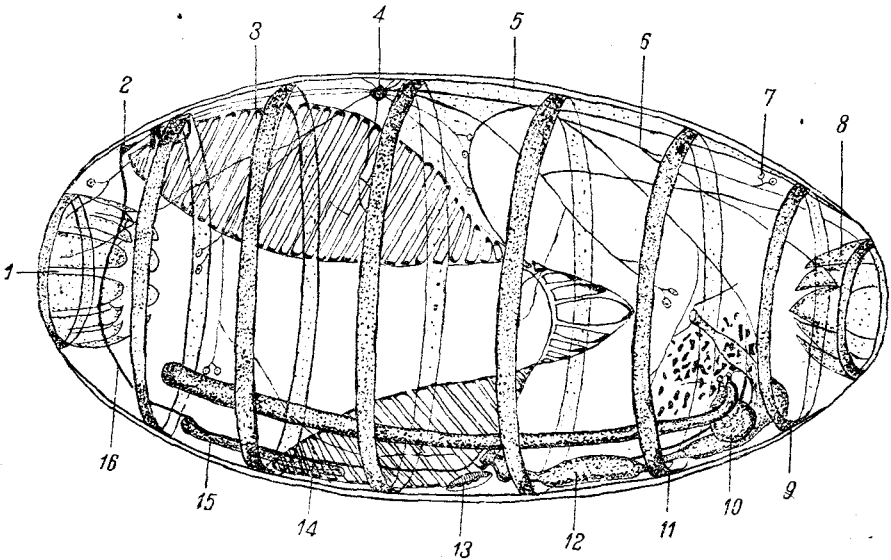


Рис. 253. *Doliolum denticulatum*, анатомия.

1 — ротовые лопасти; 2 — мерцательная ямка; 3 — жабра; 4 — ганглий; 5 — туника; 6 — нервы; 7 — чувствительные клетки; 8 — клоакальные лопасти; 9 — мышечный обруч; 10 — яичник (над ним в полости тела скопления кровяных клеток); 11 — пищеварительная железа; 12 — желудок; 13 — сердце; 14 — колбасовидный семенник; 15 — эндостиль; 16 — мерцательная дужка (из Кюкенталя).

Эпителий жаберных щелей носит мерцательный характер, причем биением ресниц вызывается ток воды, идущий через щели в перибронхиальные полости.

У *Molgulidae* и *Synthiidae* в качестве органов дыхания, вероятно, функционируют и разнообразно разветвленные околоротовые щупальца, содержащие в себе разветвления кровеносных сосудов.

В классе *Salpae* жаберный аппарат испытывает, по сравнению с асцидиями, упрощение. В отряде *Cuscomuaria* половая особь обладает двумя рядами жаберных щелей, пронизывающих перегородку, которой глотка отделяется от клоаки (рис. 253). Таким образом, здесь, как и у всех *Salpae*, щели открываются не в особые перебранхиальные полости, а прямо в клоаку. В каждом ряду насчитывается от десяти до тридцати узких щелей. У бесполой кормилки *Doliolum*

число щелей падает до четырех в каждом ряду, причем они становятся более широкими, почти квадратными. Еще более упрощается дыхательный аппарат у отряда *Desmomyaria*. Скошенная назад жаберная перегородка салпы продырявлена по бокам двумя большими отверстиями, так что от перегородки сохраняется собственно лишь узкая медианная перекладина. Можно ли считать два громадных отверстия *Desmomyaria* гомологами жаберных щелей асцидий — сказать трудно. *La hille* считает ресничные полосы и выемки, наблюдаемые на медиальной перекладине, за рудиментарные остатки истинных жаберных щелей. У аберрантных глубоководных представителей салпы из подотряда *Ostacnemidae* жаберная перегородка сплошная и вообще не имеет отверстий.

Последний класс оболочников, *Appendiculariae*, обладает очень простым дыхательным аппаратом. Мешковидная глотка снабжена по бокам двумя округлыми жаберными щелями (*spiracula*). Только у *Kowalevskya* они имеют вид длинной щели, занимающей две трети длины всей глотки. Внутреннее или гораздо реже (*Megalocercus*) наружное отверстие щели окаймлено венчиком ресниц. Последние бьют все в одном направлении, вследствие чего у живого организма щель принимает вид вращающегося колеса. Между внутренней и наружной щелями каждой стороны помещается жаберный ход, обычно короткий и прямой, но у крупных *Oikopleura* принимающий мешковидный характер. Жаберный ход — эктодермального происхождения, клетки внутреннего мерцательного венчика, повидимому, энтодермальные.

Общее о *Tunicata*

Жаберный аппарат *Ascidiae* и *Cyclomyaria* вполне однотипен. Таковой *Desmomyaria* вызывает известные сомнения при установлении его гомологии с жабрами других оболочников, но все же может представлять последний этап упрощения жабер *Cyclomyaria*. Жаберные щели *Appendiculariae* во многих отношениях своеобразны. Они открываются прямо наружу, снабжены мерцательным колесом. Строение их проще, чем у всех прочих *Tunicata*. Имеем ли мы здесь дело с истинной примитивностью, или же с ларвальным признаком (в том случае, если *Appendiculariae* являются неотеническими личинками асцидий), пока решить трудно.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Подобно некоторым другим системам органов, кровеносная система несет не одну, но несколько разных функций. Одной из первичных функций кровеносной системы, повидимому, следует считать доставку ею жидких пищевых веществ, переработанных внутри кишечника и просачивающихся через стенки последнего в полость кровеносной системы, различным органам и тканям. Другой важнейшей функцией кровеносной системы является дыхательная. Жидкость системы большей частью в определенных, специализированных для этой цели участках тела вступает в газовый обмен с окружающей средой и затем разносит по телу необходимый для дыхания кислород. Наконец, попутно кровь получает из тканей продукты отброса, обогащается ими и доставляет их на своем пути к органам выделения. Этим объясняется нередко наблюдаемая (*Nemertini*, *Cephalopoda*, *Vertebrata*) связь кровеносной системы с выделительной. Итак, имеются три главные функции кровеносной системы: дыхательная, питательная и выделительная. Полное развитие этих функций требует циркуляции жидкости, находящейся в кровеносной системе, т. е. крови, чтобы доставляемые ею вещества могли распространяться по всему телу; а это требование, в свою очередь, вызывает появление ряда пропульсаторных приспособлений.

Распространение кровеносной системы ограничивается высшими, вторичнополостными животными. Среди низших она имеется только у *Nemertini*. Но *Nemertini*, судя по некоторым данным эмбриологии, быть может, являются лишь вторично упрощенными животными, ибо у них констатируются следы целома.

Впервые вопрос о происхождении и морфологическом значении кровеносной системы был поднят в 70-х годах XIX в. *Haesckel* (1866) и *Ray Lankester* (1873), причем они оба считали вторичную полость тела и кровеносную систему дериватами одной и той же целомической полости. Это мнение в настоящее время давно оставлено.

Братья *Hertwig* (1881), устанавливая свою теорию целома, тем самым должны были затронуть и вопрос о кровеносной системе, которую они считают образованием, независимым от целома. В этом их большая заслуга. Полость кровеносной системы *Hertwig* представляют себе как «шизоцель», т. е. как систему щелей и полостей, возникающих в мезодерме. Таким образом, согласно *Hertwig*, вторичная полость возникает раньше кровеносной системы, которая независимо от нее закладывается в виде щелей в мезенхиме. Как гистологическую особенность шизоцеля *Hertwig* оттеняют отсутствие у него собственной эпителиальной выстилки.

Начиная с 1882 г., появляется ряд независимо друг от друга написанных статей L ü d w i g, B ü t s c h l i и Шимкевича, общей чертой которых является взгляд на происхождение кровеносной системы от первичной полости тела, или бластоцеля. L ü d w i g получает такое впечатление, изучая развитие *Asterina gibbosa* (1882). B ü t s c h l i (1883) посвящает вопросу специальную статью. Начиная с описания образования сердца у Vertebrata, B ü t s c h l i затем подтверждает свой взгляд рядом примеров из среды беспозвоночных, опровергая теорию шизоцеля. При этом он, между прочим, говорит, что так как первый постулат, предъявляемый к кровеносной системе, есть циркуляция ее жидкости, то возникновение системы в мезенхиме в виде отдельных, не связанных между собой пустот трудно себе представить. Между тем, если это есть остаток вытесняемой целомическими мешками общей полости, то она сразу складывается в связанную систему полостей, способную функционировать. Шимкевич (1885) сравнивает способ образования сердца у позвоночных и у беспозвоночных (пауки) и находит его идентичным, повсюду описывая образование полости сердца из остатка бластоцеля между обоими слоями спинного мезентерия.

Несколько иной взгляд высказывает Е. М е у е r (1890 и 1901), — взгляд, на котором, собственно говоря, в значительной мере построил потом L a n g свою трофоцельную теорию. По Е. М е у е r, выпотеванием питательной жидкости через стенки кишечника образовался прежде всего вокруг кишечника окологидротический синус, а отсюда жидкость по системе лакун распространялась по телу. Лакуны позднее сузились и приобрели определенное расположение вследствие сжатия их сближившимися стенками целомических мешков. Таким образом, хотя и здесь, в сущности, кровеносная система сводится к бластоцелю, но первопричиной ее образования служит не предшествующая ей первичная полость, а поступление через стенки кишки жидкости, отодвигающей перитонеальную обкладку кишечника. L a n g (1903), обосновывая свою трофоцельную теорию происхождения кровеносной системы, исходит из паренхиматозных, турбелляриеобразных предков кольчатых червей, вроде *Gunda*. У них бластоцель отсутствовал, кишечник обладал многочисленными парными слепыми выростами, а между этими выростами лежали парные гонады — зачаток целомических полостей. По мере превращения гонад в целомические мешки и расширения последних, дивертикулы кишки укорачивались и исчезали, оставляя на своем месте полость, заполнявшуюся питательной жидкостью, диффундирующей через стенки кишки. Это и есть первый зачаток кровеносной системы. Она первично состояла: 1) из общего окологидротического синуса между стенкой кишки и стенками целомов, 2) из кольцевых септальных синусов между стенками последовательных сегментов и 3) из мезентериальных синусов, т. е. сагиттальных продолжений окологидротического синуса между целомами правой и левой сторон. Из последних позднее выработались главные продольные сосуды, из септальных синусов — кольцевые комиссуры, а от окологидротического синуса

у многих форм сохранилась богатая сеть лакун, оплетающих кишку. Сосуды не имеют собственных стенок, а ограничиваются лишь основаниями клеток кишечника и целомического эпителия. Признать генетическую связь кровеносной системы с первичной полостью тела, по Lang, нет достаточных оснований.

Несмотря на стройность и продуманность теории Lang, более старая теория бластоцеля имеет большее количество последователей и нам лично она кажется правильнее. Во-первых, базируясь на первичной полости тела, мы имеем в ней нечто предсуществующее кровеносной системе и лишь меняющее свой вид и функцию с разрастанием целома. Следуя же Lang, приходится допускать возникновение кровеносной системы заново, что всегда труднее обосновать. Во-вторых, присутствие кровеносной системы именно у высших беспозвоночных, где целом вытеснил первичную полость тела, тоже свидетельствует в пользу теории бластоцельного происхождения кровеносной системы.

Распространение кровеносной системы. Из вышесказанного следует, что кровеносная система встречается в животном царстве, лишь начиная с высших червей. Однако и среди последних она развита далеко не у всех групп. Классы Priapulida, Gephyreï, Bryozoa, Chaetognatha не имеют кровеносной системы. Носит ли это отсутствие первичный характер, — решить трудно. Имеются, однако, несомненные примеры, когда кровеносная система вторично исчезает, как у Copepoda среди раков, у многих клещей, у челюстных пиявок. Функцию кровеносной системы при этом иногда (Arhynchobdellida) принимает на себя целом. Кажущимся исключением среди прочих беспозвоночных является класс Nemertini, во многих отношениях близкий к низшим червям, но обладающий кровеносной системой. Это исключение находит себе, однако, объяснение.

ТИП ЧЕРВЕЙ

Класс немертин (Nemertini)

Эта группа представляет несколько aberrантные отношения наличием кровеносной системы при видимом отсутствии целома. Это обстоятельство заставляет нас прежде всего затронуть вопрос о целоме у Nemertini. Хотя большинство авторов держится ортодоксального взгляда на немертин, как на настоящих паренхиматозных червей в смысле — Platodes, тем не менее в 1900—1910 гг. появился ряд эмбриологических работ (Арнольд, 1898; Заленский, 1912; Соо, 1899; Nussbaum и Охнер, 1914), говорящих о том, что во время развития у Nemertini закладываются парные мезодермальные полоски; за счет элементов полосок во взрослом животном формируются известные полости, выстланные эпителием. Эти полости, судя по их происхождению, представляют собой слабо развитый целом, и эпителий, их выстилающий, отвечает перитонеальному эпителию. Целомического происхождения, повидимому, полость

хоботкового влагалища, или ринхоцель. Таким образом, весьма вероятно, что немертин следует отнести к вторичнополостным животным. В пользу этого говорит и устройство их половой системы.

Наиболее постоянную часть кровеносной системы Nemertini (рис. 254) образуют два боковых сосуда, тянущиеся от головного до заднего конца тела и на обоих концах переходящие друг в друга. У *Cephalothrix* и других Palaeonemertini ими и ограничивается главный остов кровеносной системы. Однако уже среди Palaeonemertini между боковыми сосудами устанавливаются дополнительные поперечные комиссуры, а у рода *Hubrechtia* между хоботком и кишкой появляется третий, или спинной продольный сосуд, тянущийся до заднего полюса животного. У многих Nemertini передние отделы боковых сосудов сильно расширяются, образуя большие полости и окружая церебральные органы нервной системы. Периферические части кровеносной системы немертин складываются, главным образом, из сложной системы поперечных анастомоз как между обоими боковыми, так и между ними и спинным сосудом. Так, иногда (*Diponemertes* и др.) снабжение кровью гонад обслуживается тоже многочисленными, подходящими к ним сосудистыми петлями (т.е. анастомозами). Имеет, однако, место и образование главными стволами боковых веточек, делящихся на сосуды меньшего калибра; особенно развиты побочные разветвления у *Malacobdella*.

Стенки сосудов (рис. 255) состоят из трех слоев: из плоского эпителия, из студенистого слоя и из нежного слоя кольцевых мышц. Кровь немертин большей частью бесцветна и наряду с лейкоцитами содержит более

многочисленные специальные кровяные клетки, округлые и не выпускающие псевдоподий. В сосудах имеются особые клапанные клетки, позволяющие крови течь лишь в одном определенном направлении.

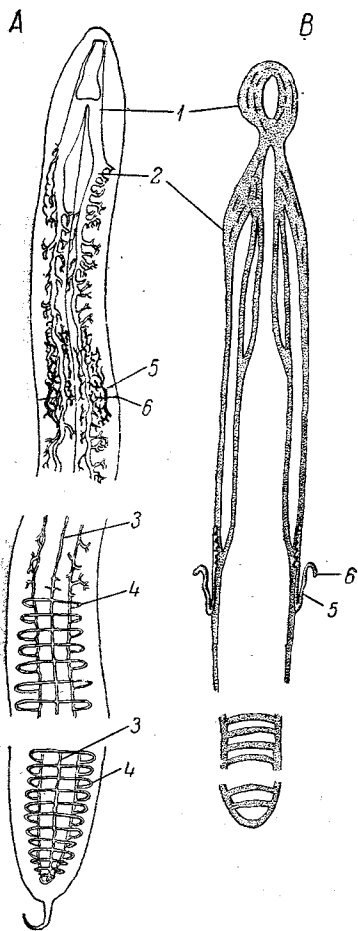


Рис. 254. А — схема кровеносной системы *Cerebratulus lacteus*; В — схема кровеносной системы *Carinoma*.

1 — передняя сосудистая петля; 2 — боковые сосуды; 3 — спинной сосуд; 4 — комиссуры между продольными сосудами; 5 — протонефридии; 6 — выделительные поры протонефридиев (из Кюкенталля).

Происхождение кровеносных сосудов, по Bürger, следует связывать с бластоцелем; Заленский склонен считать, что частично сосуды немертин возникают за счет тех целомических полостей, наличие которых он признает у *Heteronemeritini*. Вообще же вопрос о кровеносной системе у немертин еще далек от своего окончательного разрешения.

Класс щетинконогих (Chaetopoda)

Кровеносная система отсутствует лишь у весьма немногих Chaetopoda, а именно у Capitellidae (кроме *Mastobranchus*). В исследовании кровеносной системы Chaetopoda выделяются имена Claparède, Ehlers, Wiren (1885—1887), E. Meyer. Из более новых авторов отметим Fuchs (1906), Ливанова (1910) и Тимофеева (1923—1936).

Предпошлем обобщающему очерку описание кровеносной системы некоторых видов Chaetopoda. Среди Archannelides род *Protodrilus* подвергся подробному изучению (Pierantoni, 1908). Прежде всего он обладает спинным сосудом различного строения в различных участках тела. В головном отделе спинной сосуд лежит совершенно свободно в целоме и не связан ни с кишкой, ни со стенкой тела.

Средний отдел сосуда занимает 1 туловищный сегмент, лежит между двумя листками спинного мезентерия и сильно расширен. Это единственный участок сосуда, обладающий собственной мускулатурой и пульсирующий. Этому участку Заленский в свое время давал наименование сердца. Задний отдел сосуда (на протяжении следующих двух сегментов) снова суживается. По направлению

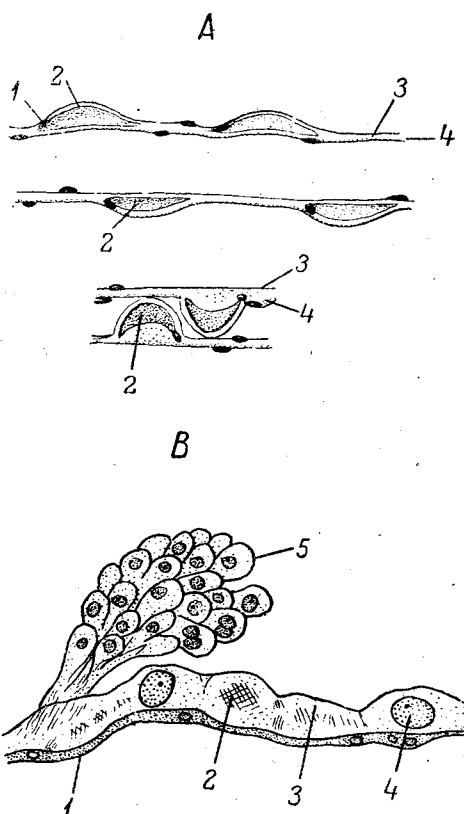


Рис. 255. А — схема кровеносного сосуда немертины *Stichostemma* в состоянии диастолы (сверху) и систолы (снизу).

1 — ядра клапанных клеток; 2 — клапанная клетка; 3 — мускульные волокна; 4 — эндотелий (по Бемигу).

В — продольный разрез сосуда *Glossosiphonia complanata* с клапаном (5).

1 — соединительная ткань; 2 — слой мышц; 3 — эндотелий; 4 — ядро мускульной клетки (по Ока).

кзади сосуд многократно дихотомизирует и дает сеть ветвей, связанных с окологлоточным синусом. Кроме того имеется брюшной сосуд, состоящий в переднем отделе тела из двух ветвей, которые впереди соединяются друг с другом и с передним концом спинного сосуда. Раздвоенный участок брюшного сосуда правильнее называть окологлоточной комиссурой. Брюшной сосуд идет назад несколько далее спинного, а затем теряет собственные стенки и, повидимому, переходит в окологлоточный синус. Там, где спинной и брюшной сосуды заканчиваются, спланхноплевра спинного и брюшного мезентериев отстает от кишки и образует лакунарное пространство, занятое кровью — спинной и брюшной синусы, по терминологии P i e r a n t o n i. Еще далее кзади спланхноплевра отстает от кишечника на всей его периферии, так что получается сплошной окологлоточный синус.

От главных сосудов отходит значительное количество ветвей (в щупальца, к стенкам тела и т. д.), расположения которых мы разбирать не станем.

У *Syllidae* (M a l a q u i n, 1893) в самых простых случаях (*Myrianida*, *Autolytus*) кровеносная система состоит из свободного спинного сосуда и из прилегающего вплотную к кишке брюшного; оба они впереди соединены кольцевой комиссурой. У *Syllis* и др. оба сосуда в задней половине тела соединяются метамерными окологлоточными комиссурами, а в половых сегментах от них отходят по 2 слепые генитальные сосуды. Они отходят от брюшного сосуда и вздуваются на конце каждый в довольно крупный пузырь. Из перитонеальной обкладки пузыря развиваются половые продукты, питаемые его кровью. Кровь движется в спинном сосуде кзади наперед, причем пульсирует только передний отдел сосуда. Судя по описанию автора, брюшной сосуд, по крайней мере в задней половине тела, на самом деле является брюшным синусом.

У *Ampharete grubei* (по F a u v e l, 1897) вся средняя кишка до желудка, а также и задняя окружены сплошным окологлоточным синусом, по которому кровь течет вперед. На уровне желудка синус резко обрывается и переходит в продольные сосуды пищевода. Последние многократно дихотомизируют и дают веточки как к самому пищеводу, так и к глотке и основанию головных щупалец. Кроме пищеводных сосудов, окологлоточный синус продолжается на спинной стороне желудка в сократимый, обладающий собственными стенками участок, который F a u v e l называет сердцем, но который правильнее считать спинным сосудом. Кпереди от него отходят 4 пары приносящих жаберных сосудов к такому же количеству жабер. Кроме окологлоточного синуса, имеется еще совершенно самостоятельный брюшной сосуд. Передний конец его разветвляется на поверхности пищевода и, кроме того, принимает в себя уносящие жаберные сосуды. От брюшного сосуда в каждом сегменте, кроме нескольких последних, отходит несколько пар сосудов к параподиям, а кроме того тонкие разветвления к мышцам стенки тела. Наконец с каждой стороны есть два продольные боковые связующие сосуда для сосу-

дов спинной и брюшной ветви каждой параподии. Спинной сосуд делает сокращения 1 раз в 2—3 секунды.

Очень хорошо разобрался в отношениях сосудов у разных *Sedentaria Wirén* (1885 и 1887). У семи исследованных им семейств кровеносная система состоит из двух продольных путей, которые в каждом сегменте соединены кольцевыми анастомозами. Нижний из путей на всем протяжении имеет характер брюшного сосуда; верхний состоит в задней половине тела из кишечного синуса, впереди же раздваивается в сагиттальной плоскости на спинной сосуд и прилегающую вплотную к передней кишке спинную лакуну. Модификации кровеносной системы, по *Wirén*, заключаются в том, что отдельные части лакун более или менее полно отшнуровываются от кишки и могут образовать самостоятельные сосуды (*Trophonia*).

Самое происхождение кровеносных сосудов *Wirén* рисует по способу, который позднее принял *Lang* в своей трофоцельной теории. Дело начинается с образования окологиечного синуса, затем, в связи с ним, в виде его желобовидных выпячиваний возникают не вполне замкнутые и в разной мере дифференцированные сосуды. Иногда это просто широкие желобки, находящиеся в сообщении с кишечным синусом (субинтестинальный и боковые сосуды у *Arenicola*). В других случаях сосуды местами вполне отшнуровываются, а местами открываются в кишечный синус (спинной сосуд *Euménia*). Наконец, если места соединения сосуда с синусом вытягиваются в трубочки, то получается вполне самостоятельный сосуд, соединенный с синусом сосудистыми ветками (спинной сосуд *Trophonia*). В громадном большинстве случаев от синуса обособляется, на всем своем протяжении, брюшной сосуд, тогда как спинной чаще дифференцируется лишь в передней своей части. Однако у *Ophelia* (*Schäppi*, 1894) брюшной сосуд обособлен от общего синуса лишь в задней своей части, а спинной — лишь в передней. В ряде случаев вместо общего окологиечного синуса имеется сложная сеть лакун, ветвящихся под эпителием кишечника.

Начиная с 1923 г., *Тимофеев* старается внести морфологическое единство в понимание кровеносной системы *Chaetopoda*, исходя из метамерности их строения и из понятия об ангиосомите. Ангиосомитом *Тимофеев* называет сосудистый комплекс одного сегмента, причем сосуды ангиосомитов разных *Polychaeta* в общих чертах гомологичны. Ангиосомиты дифференцировались единообразно у всех щетинконогих на базе их продольных путей с первично единой циркуляцией. Среди сосудов ангиосомита можно различать всегда эти продольные стволы. Спинной путь состоит из спинного сосуда, который может быть парным, и кровеносных полостей в кишечной стенке. Брюшной путь представлен брюшным сосудом и сетью околонервных стволиков, которые у *Polychaeta* имеют важное значение. У ряда форм, кроме того, развиваются вторично латеральные сосуды, которые не всегда гомологичны. Появление этих вторичных продольных сосудов вызвано разными факторами, например сильной перегрузкой главного продольного пути.

Метамерная часть ангиосомитного комплекса образована системой поперечных сосудов. Эти последние интерсомитного происхождения; в течение дальнейшего развития сосуды могут терять свое положение в септах и вдвигаются в целомическую полость сомита. Сосуды ангиосомита слагаются в две системы, связывающие спинной и брюшной продольные пути, а именно висцеральную и париетальную дуги. Применяя номенклатуру Фукса, который обозначает каждый сосуд двойным прилагательным, указывающим на место отхождения и место направления сосуда, Тимофеев устанавли-

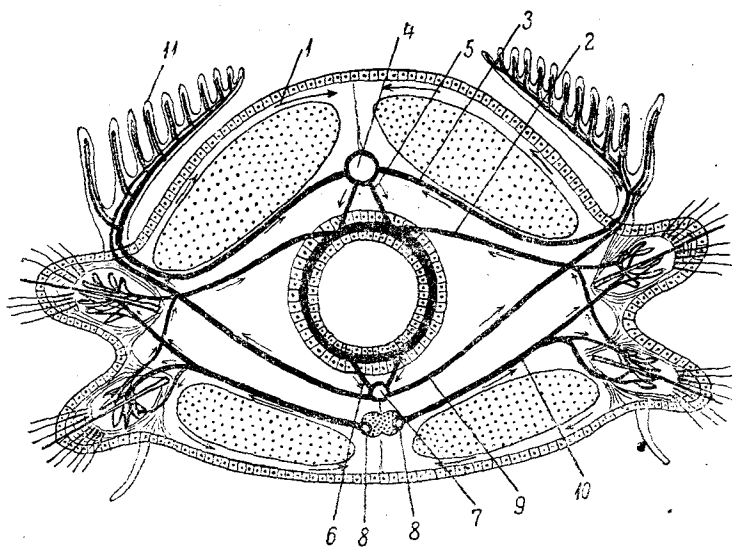


Рис. 256. Схематический поперечный разрез через тело *Polychaeta* для показания кровообращения в пределах одного сегмента. Кровеносная система показана черным (разрезы через сосуды обозначены черными колечками, мелкие сосудики в стенке тела и мускулатуре не изображены).

1 — париетальные сосуды; 2 — параподно-интестинальный; 3 — параподно-дорзальный; 4 — дорзальный; 5 — дорзо-интестинальный; 6 — интестинально-вентральный; 7 — вентральный; 8 — невральные; 9 — вентро-параподиальный; 10 — невро-параподиальный; 11 — жабра. (Оригинал.)

вает для ангиосомита *Chaetopoda* следующие основные метамерные пути (рис. 256).

Висцеральная дуга содержит пару дорзо-интестинальных сосудов, кровеносные полости кишечной стенки (циркулярные) и пару интестинально-вентральных сосудов.

Париетальная дуга состоит на каждой стороне из вентро-параподиального и невро-параподиального сосудов, начинающихся от брюшного и околонервного продольных стволов. Далее ее образуют параподно-дорзальный и параподно-интестинальный сосуды, идущие к спинному продольному сосуду и прямо к стенкам кишки. Все эти сосуды париетальной петли снабжают кровью капилляры

параподий и жабер, а также дают в спинную и брюшную стенки тела париетальные ветви, связанные с соответственными продольными путями.

Эволюция кровеносного аппарата заключается, с одной стороны, в модификации основного плана ангиосомита в ангиосомит, характерный для определенной группы Chaetopoda. С другой стороны, этот характерный для данного семейства ангиосомит может испытывать видоизменения в зависимости от положения соответственного метамера в теле животного, например в области глотки, гонад, жабер и т. п. Таким путем разворачивается большое разнообразие деталей кровообращения у отдельных групп Polychaeta. К числу эволюционных изменений относятся случаи развития на сосудах мышечной обкладки, что делает такие сосудистые участки пропульсаторными органами данного сомита. Так, у Eunicidae, Ariciidae интестинально-

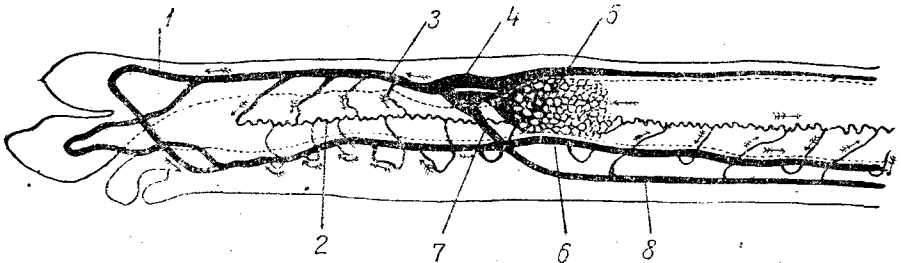


Рис. 257. Кровеносная система переднего конца тела *Polyophthalmus pictus* (Polychaeta), с левой стороны.

1 — сосуды глотки; 2 — латеральный сосуд; 3 — спинной сосуд; 4 — расширенная часть спинного сосуда, называемая сердцем; 5 — окологлоточный синус; 6 — субинтестинальный сосуд; 7 — кольцевая пульсирующая комиссура; 8 — брюшной сосуд (по Э. Мейеру).

центральные сосуды вздуваются в сократимые ампулы. Иногда (*Eunice hovassii*, некоторые Oligochaeta) такие пропульсаторные органы развиваются только в нескольких передних сегментах. Концентрация пропульсаторной деятельности в одном из ангиосомитов приводит к перестройке всего кровообращения из сомитного или децентрализованного в обобщенное. Так, у *Ophelia* под названием сердца описывается обособленный участок кишечного синуса, которым начинается в VIII сегменте спинной сосуд. С боков от этого сердца отходит пара сильных сосудов, охватывающих кишечник и сливающихся под ним в начало брюшного сосуда. Сзади «сердце» примыкает к кишечному синусу задней или абдоминальной части тела (рис. 257). Нечто подобное имеется и у *Arenicola*.

При развитии передних или головных жаберных придатков (Terebellomorpha, Serpulimorpha) происходит специализация спинного продольного пути с образованием в его участке сильного нагнетательного аппарата, облегчающего кровообращение в жабрах. У ряда форм, в особенности, но не всегда (Chaetopteridae, рис. 258, Glyceridae) у мелких, происходит вторичная редукция сосудистого аппарата.

Пользуясь своим представлением об ангиосомите, Тимофеев (1936) проводит детальное сравнение кровеносной системы у ряда семейств Polychaeta, устанавливая гомологии между отдельными сосудами.

Относительно Chaetopoda Lang, повидимому, прав в том, что наиболее распространенную и первичную часть кровеносной системы образует околокишечный синус. На его базе возникли затем продольные сосудистые пути, и само кровообращение получило характер продольного потока жидкости в связи с обособлением головного отдела тела. Сомитное кровообращение развивалось параллельно с укреплением метамерии. Основным, наиболее широко распространенным типом кругового кровообращения в пределах сомита является замкнутая циркуляция в каждой половине сомита, причем по парietальной сосудистой системе кровь течет от брюшного сосудистого пути к спинному, по висцеральной — в обратном направлении. В продольных путях намечается спинной ток крови вперед и брюшной — назад. У большинства Polychaeta окисление крови совершается в коже, особенно же в метамерных параподиальных жабрах. Соответственно и дорзальный сосуд и вместе с тем надглоточный ганглий получают окисленную кровь.

Чаще всего при этом пульсирующими участками служат интестинально-вентральные сосуды. У некоторых более специализированных Polychaeta происходит частичная инверсия первичной циркуляции в передних сегментах (Terebelloidea и др.). Она базируется на концентрации дыхатель-

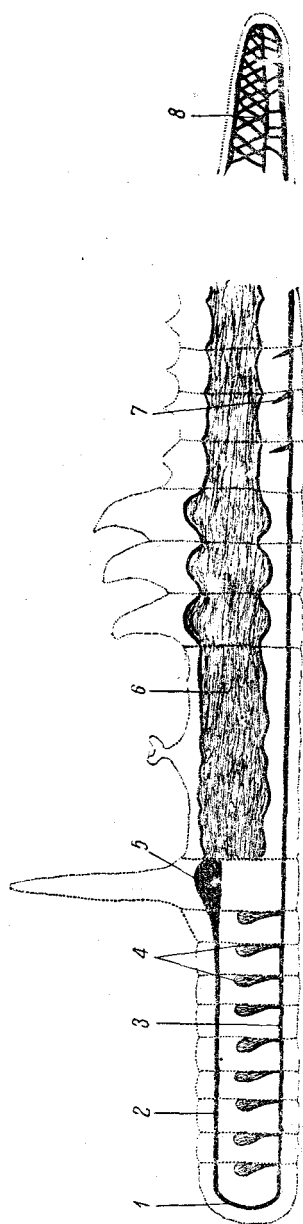


Рис. 258. Схема кровеносной системы *Chaetopterus varipodatus*.

1 — окологлоточная комиссура; 2 — спинной сосуд; 3 — брюшной сосуд; 4 — слепые ветви брюшного сосуда; 5 — расширение спинного сосуда, называемое «сердцем»; 6 — кишечное сплетение (по Пробсту); 7 — половые сосуды; 8 — кишечный синус.

ных придатков на передних метамерах и на усилении пропульсаторной деятельности переднего отдела спинного сосуда. Это при-

водит к тому, что стенка тела здесь орошается уже окисленной кровью — результат затруднений в кожном дыхании из-за пребывания червя в плотной трубке. С другой стороны, отток окисленной крови из жабер в брюшной сосуд и далее (в сомитах с неинвертированной циркуляцией) в стенку тела приводит к тому, что спинной сосуд и головная лопасть получают венозную кровь. У таких форм, надо заметить, головная лопасть и надглоточные ганглии сильно редуцированы.

При еще большем развитии указанных особенностей (*Serpulidae* и др.), при дальнейшей редукции головной лопасти с одновременным развитием предротовых дыхательных придатков, создается особый дыхательный режим. Сомиты сохраняют первичный тип циркуляции, окисленная в головных придатках кровь поступает в брюшной сосуд, так что стенка тела снабжается артериальной кровью, хотя инверсии циркуляции нет.

Совершенно особые условия циркуляции (полная инверсия кровообращения) наблюдаются у сем. *Cirratulidae*. Здесь получают большое значение пульсирующие латеральные сосуды, которые берут начало от переднего отдела спинного сосуда и под действием которых кровь откачивается из него назад. Латеральные сосуды не имеют себе homologов у других *Polychaeta*. Здесь в пяти передних сегментах циркуляция идет по тому же инвертированному типу, как в передних жаберных сегментах у *Terebellloidea*. Дальше же казди инвертированное кровообращение в жабрах осуществляется через латеральные стволы: жаберные артерии отходят в передних сегментах от спинного сосуда, в задних — от латеральных сосудов, жаберные же вены впадают в брюшной сосуд. Иначе говоря, сомитная циркуляция носит по всему телу инвертированный характер. Такой же характер, как у *Polychaeta*, носит в общем и кровеносная система *Oligochaeta*. Проще всего она устроена у *Aeolosomatidae*, где, кроме окологлазничного синуса, на уровне передней трети тела имеется спинной продольный сосуд, при помощи единственного кольцевого анастомоза переходящий на переднем своем конце в брюшной продольный сосуд. У других *Oligochaeta* картина усложняется тем, что кольцевые комиссуры принимают метамерный характер, между спинным сосудом и кишкой обособляется еще супраинтестинальный, а между брюшным и кишкой — субинтестинальный сосуды. Под нервной системой развивается питающий ее субневральный сосуд, а одна или несколько кольцевых комиссур в передней трети тела приобретают мускульную обкладку и становятся так называемыми боковыми сердцами. Наконец в передней части тела по бокам кишечника могут развиваться еще особые боковые продольные сосуды. Такого расположения кровеносная система достигает у дождевых червей (*Lumbricidae*, рис. 259 и 260). Так, у *Lumbricus* в каждом сегменте от спинного сосуда отходит прежде всего пара кольцевых, которые внизу впадают в субневральный сосуд, но на своем пути дают по ветви к стенке тела и к нефридию (почечная артерия). Под кожей и в стенках нефридия получается сеть капилляров, а вся эта дуга

отвечает, очевидно, париетальной дуге Polychaeta. Упомянутые капилляры сливаются в брюшной сосуд, от которого отходит к спинному охватывающая кишечник плотную висцеральную дугу. От этой дуги веточки заходят в тифлсоль, где слагаются в надкишеч-

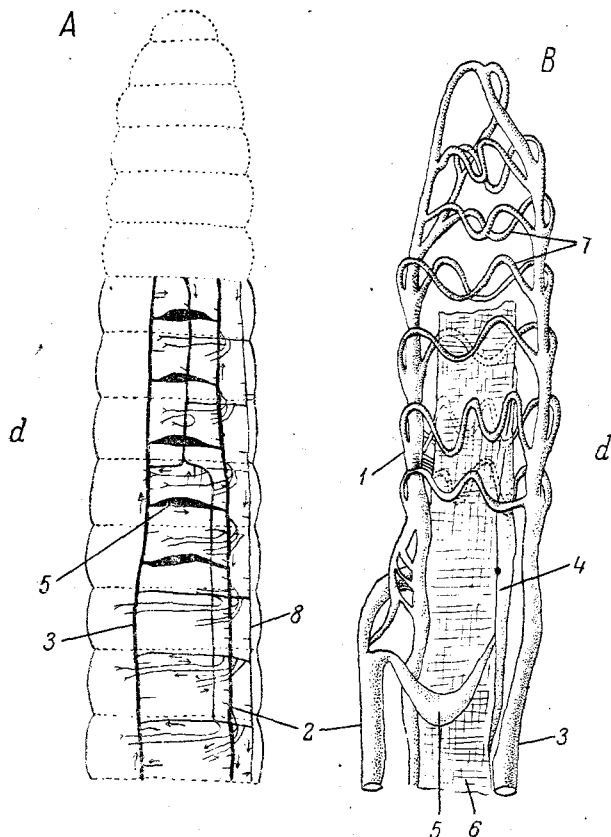


Рис. 259. А — кровеносная система *Lumbricus terrestris* (с правой стороны); В — кровеносная система переднего конца тела *Tubifex ignotus* (с левой стороны); d — спинная сторона тела.

1 — субинтестинальный сосуд; 2 — брюшной сосуд; 3 — спинной сосуд; 4 — супраинтестинальный сосуд; 5 — боковые сердца; 6 — околокишечный синус; 7 — комиссуры спинного сосуда с субинтестинальным; 8 — субневральный сосуд (А — по Джонстону и Джонсону, В — по Штольцу).

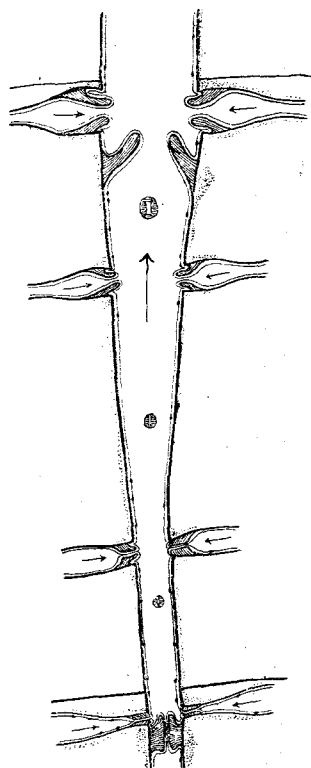


Рис. 260. Схема горизонтального разреза через спинной сосуд дождевого червя (*Lumbricus*). Нижняя половина рисунка показывает положение клапанов во время систолы, верхний — во время диастолы (по Джонстону).

ный сосуд, сообщаящийся в каждом сегменте парой сосудов со спинным сосудом. В спинном сосуде кровь венозная; через посредство висцеральной дуги она попадает в кожу, где окисляется, и в нефридии, где освобождается от экскретов. Из кожи и нефридиев кровь поступает в брюшной сосуд, откуда идет к кишке, где обогащается питательными веществами, становится венозной и направляется

в спинной сосуд. В передней части тела *Lumbricus* имеются пять пар боковых сердец и пара продольных боковых сосудов.

Стенки сосудов состоят из тонкой мембраны, в которой рассеяны редкие ядра. Мембрана снаружи одета перитонеальным эпителием.

Кровь Chaetopoda либо бесцветна, либо окрашена в красный цвет самых различных степеней густоты, либо, наконец, обладает ярким травянисто-зеленым или оливково-зеленым цветом. В жидкости крови встречаются мелкие амебоциты, а в некоторых случаях и особые овальные кровяные тельца, но окраска крови не зависит от цвета клеточных элементов, а от цвета самой жидкости крови. Красящими веществами крови служат два белковых соединения: гемоглобин (у Nereidae, например, и многих Oligochaeta) и хлорокруорин (Sabellidae, Serpulidae, Chlorhaemidae). Гемоглобин идентичен гемоглобину позвоночных. Хлорокруорин обнаруживает одно важное общее сходство с гемоглобином: его красящее начало содержит до 0,5% железа.

Интересно отметить, что у Chaetopoda с атрофированной кровеносной системой целомическая жидкость часто приобретает розовый или красный цвет, зависящий от присутствия гемоглобина. Следовательно, здесь дыхательную функцию принимает на себя жидкость вторичной полости тела. Однако, в таких случаях цвет жидкости связан не с ее плазмой, а с особыми форменными элементами. Так, у Capitellidae кроме амебоцитов в целоме находятся крайне многочисленные дисковидные эритроциты, в толстом слое дающие карминовую или кирпичную окраску. У Glyceridae эритроциты достигают иногда 100 μ в диаметре.

Класс пиявок (Hirudinea)

Строение кровеносной системы пиявок может быть выведено из устройства ее у Chaetopoda, но обнаруживает много оригинальных черт. Главной из них является постепенная замена настоящей кровеносной системы системой так называемых лакун, представляющих собой остатки целома, не заполненные паренхимой. Этот процесс чрезвычайно наглядно иллюстрируется различными представителями пиявок.

Наиболее примитивные отношения мы находим у Acanthobdellida (*Acanthobdella* по Л и в а н о в у, 1905), где имеется хорошо развитой, занимающий всю осевую часть тела животного целом. Он содержит в себе кишечник, нервную систему и поделен септами соответственно сегментам. Залегающая в целоме настоящая кровеносная система (рис. 261) складывается из двух продольных стволов, спинного и брюшного, которые соединены системой кольцевых комиссур. Брюшной сосуд тянется в виде простой трубки вдоль всего тела. Спинной, достигнув порошицы, расщепляется и огибает заднюю кишку. Позади порошицы обе ветви сосуда соединяются вновь, образуя циркуманальное кольцо, и продолжают в заднюю присоску в виде тонкого непарного стволлика. Кольцевые комиссуры

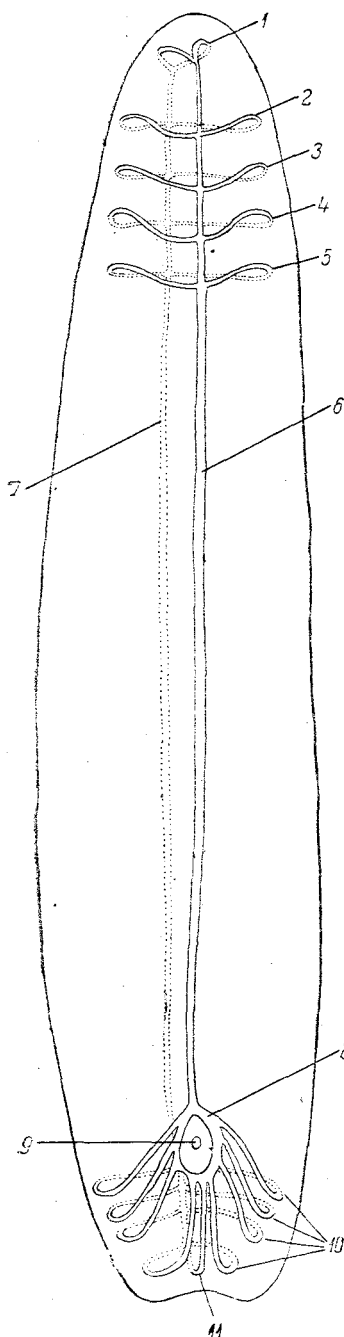


Рис. 261. Кровеносная система *Acanthobdella peledina*, схема.

1—5 — пять передних кольцевых комиссур между спинным (6) и брюшным (7) сосудами; 8 — циркуманальное кровеносное кольцо; 9 — порошица; 10 — четыре кольцевых комиссуры в области задней присоски; 11 — непарное заднее сообщение между спинным и брюшным сосудами. (Оригинал.)

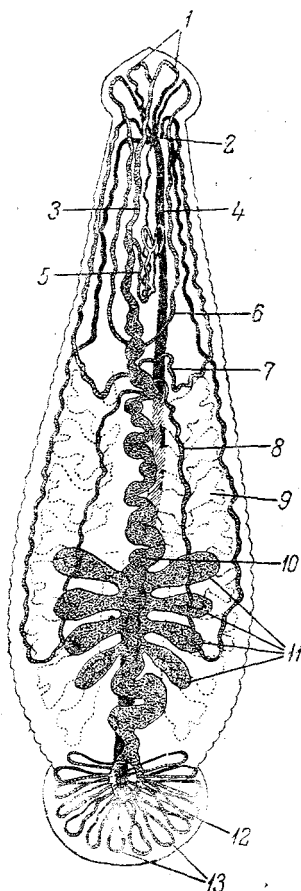


Рис. 262. Схема кровеносной системы *Hemiclepsis marginata*.

1 — раздвоенный передний конец спинного сосуда; 2 — поперечная перемычка; 3 — тонкая часть спинного сосуда; 4 — брюшной сосуд; 5 — сосуды хоботка (первая пара кольцевых комиссур); 6—8 — вторая, третья и четвертая пары кольцевых комиссур; 9 — слепые карманы средней кишки; 10 — спинной сосуд; 11 — слепые выпячивания спинного сосуда; 12 — анальное кольцо; 13 — задние комиссуры (по О н а).

у *Acanthobdella* не имеют строго метамерного характера, ограничиваясь несколькими передними и немногими задними сегментами. Впереди имеется пять пар комиссур. Задние четыре пары сохраняют примитивное положение внутри септ между II и VI сегментами, обнаруживая строгую метамерность. Самая передняя пара, находящаяся по бокам глотки, вступает в более тесную связь с последней и погибает вперед, теряя интерсептальное положение. На заднем конце тела, в области задней присоски, имеются четыре пары комиссур, а кроме того непарное непосредственное соединение задних концов спинного и брюшного сосудов. Нижняя, брюшная половина комиссур сохраняет лучше верхней свое первичное поперечное положение. Верхняя половина комиссур расходится от циркуманального кольца веерообразно. Присутствие именно четырех пар комиссур в области задней присоски *Acanthobdella* Л и в а н о в считает одним из доказательств происхождения последней за счет четырех слившихся сегментов.

Кроме *Acanthobdella*, настоящая кровеносная система сохраняется у *Rhynchobdellida*. О к а (1894 и 1902) первый установил, что кровеносная и лакунарная системы пиявок независимы друг от друга и не находятся в сообщении (*Clepsine* и др.). Позже кровеносной системой подробно занимались I o h a n s s o n, Л и в а н о в (1910) и З е л е н с к и й (1905 и 1916). У *Rhynchobdellida* имеется продольный спинной и простой трубчатый брюшной сосуды. Спинной устроен сложнее. Достигнув уровня задней кишки, он образует вилотную охватывающий кишку* окологиечный синус, а далее казди вновь отрывается от кишечника и идет до задней присоски. Впрочем у некоторых пиявок (*Ozobranchus*, *Pontobdella*) спинной сосуд может на всем своем протяжении сохранять полную самостоятельность, не образуя кишечного синуса. Сообщение продольных стволов на переднем конце тела устанавливается при помощи тех же пяти пар петель, или комиссур, как и у *Acanthobdella*. Однако у *Ichthyobdellidae*, а особенно у *Glossosiphonidae* (рис. 262) эти петли испытывают ряд смещений, связанных, главным образом, с развитием мощного хоботка и передней присоски. Хоботок как бы втягивает в себя передний конец обоих продольных сосудов с первой парой комиссур, а помимо этого заставляет сместиться и остальные комиссуры. При этом пункты отхождения петель от спинного сосуда и впадения их в брюшной смещены назад, но первые всегда в большей степени, чем вторые. Сами комиссуры становятся более длинными и петлевидными. Л и в а н о в дает ряд стадий постепенного усиления этих смещений у различных *Rhynchobdellida*. Меньше всего смещены назад места отхождения комиссур у *Piscicola* и *Protoclepsis*: петли последней пары комиссур достигают IX—X сегмента. У *Glossosiphonia complanata* и *Hemiclepsis marginata* эти петли заходят уже до XIX сегмента. Начальные части второй пары комиссур на спине сливаются друг с другом и идут прямо вперед, имитируя продолжение спинного сосуда, передний конец которого на самом деле, уходит в стенки хоботка. У прочих *Rhynchobdellida* отноше-

ния являются промежуточными между описанными крайними случаями.

Резкую модификацию положения передних петель мы встречаем у *Pontobdella*. Две задние из передних петель *Pontobdella* — обычного типа; передняя пара, как всегда, втягивается в хоботок, но вторая и третья пары увлекаются далеко вперед, в ротовую присоску и распадаются внутри нее на большое число (до 40) ветвей, расходящихся радиально и связанных друг с другом по краю присоски при помощи кольцевого сосуда. Потом эти ветви снова собираются в две пары петель, которые покидают присоску и впадают в брюшной сосуд. Таким образом у *Pontobdella* не только задняя, но и передняя присоски снабжены сосудистыми анастомозами. Вероятно это стоит в связи с особенно сильным развитием ротовой присоски у *Pontobdella*.

В заднем конце тела спинной сосуд раздваивается при основании присоски; его развилки проникают в присоску и здесь посылают от себя радиально и книзу несколько пар комиссур, впадающих в расширенный конец брюшного сосуда. Только у некоторых *Glossosiphonia*, по данным Ока (1894), число задних комиссур равно всего четырем или даже трем (*Glossosiphonia heteroclita* var. *papillosa* с самой маленькой задней присоской) парам. У прочих *Rhynchobdellida* имеется семь пар комиссур, огибающих присоску и впадающих в конец брюшного сосуда. Очевидно в построении задней присоски *Rhynchobdellida* обычно участвуют семь сегментов.

Строение стенок сосудов. Стенка образована тонкой соединительнотканной перепонкой, кнаружи от которой лежат мускульные волокна. У *Acanthobdella*, по Ливанову (1916), перепонка расщепляется на два слоя, между которыми там и сям разбросаны отдельные, довольно крупные клетки, ранее принимавшиеся Ливановым за эндотелий сосудов. Мышечная обкладка в спинном и брюшном сосудах состоит прежде всего из мощных кольцевых или полукольцевых волокон, охватывающих просвет сосуда справа и слева. У *Crangonobdella*, по Зеленскому (1916), все сосуды, кроме капилляров, имеют сплошную мускульную обкладку. У большинства пиявок такая обкладка развита лишь в передней части спинного сосуда. В брюшном сосуде Ливанов находит кнаружи от соединительнотканной оболочки особого рода клетки, которые он считает отвечающими кольцевым мышцам спинного сосуда, хотя они и не дифференцированы в типичные мышечные клетки. Кроме того в брюшном сосуде имеется система редких продольных мускульных волокон. Кнаружи от мышц находится еще оболочка мезенхиматозного характера, а если сосуд лежит в лакуне, то и слой перитонеального эпителия. В спинном сосуде имеются более или менее метамерные клапаны (рис. 255, В). На соответственных местах имеется валик из кольцевых мышц, несколько вдающийся в полость сосуда. Сам клапан состоит из группы спаянных грушевидных клеток, своими тонкими концами сидящих на внутренней стенке сосуда. Клапан свободно вдается в просвет сосуда по направлению тока крови, т. е. вперед, и препятствует обратному движению крови;

при давлении спереди клапан вплотную прижимается к мышечному кольцевому валику и зажимает просвет сосуда. Интересно, что кроме этой функции клапанам принадлежит и совершенно иная. Со времен *Kurpfer* (1864) мы знаем, что они являются органами, образующими форменные элементы крови. Отрываясь от своей группы, клетка клапана становится амебоцитом. Кровеносная система пиявок, так же как и у *Chaetopoda*, замкнута.

Л а к у н ы. Параллельно с редукцией кровеносных сосудов, в теле пиявок вырабатывается сеть каналов, постепенно принимающих

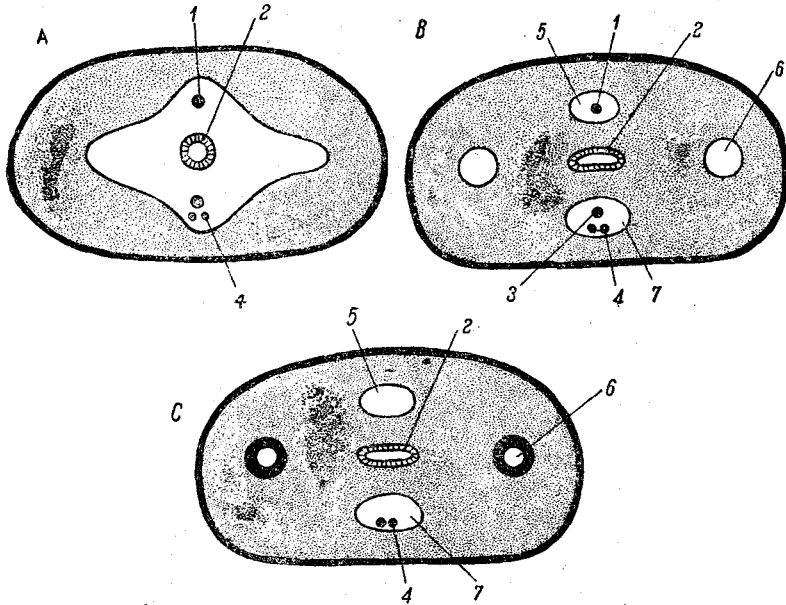


Рис. 263. Схемы расположения целома и кровеносной системы у разных пиявок на поперечном разрезе. *A* — *Acanthobdella peledina*; *B* — *Rhynchobdellida*; *C* — *Arhynchobdellida*.

1 и 3 — спинной и брюшной сосуды; 2 — разрез кишечника; 4 — разрез брюшной нервной цепочки; 5—6—7 — целом, который в *B* и в *C* редуцируется и распадается на четыре продольных лакуны; в *C* боковые лакуны приобретают мощную мускульную обкладку (по *Догелю*).

на себя функцию кровеносных сосудов. Эти каналы происходят за счет редуцирующегося целома и называются системой лакун. Целом у всех пиявок, кроме *Acanthobdella* (рис. 263, *A*), настолько заполняется паренхимой, что от него сохраняются лишь несколько продольных каналов, связанных между собой системой сложных сетевидных анастомозов. У *Rhynchobdellida* (рис. 263, *B*), где отношения более примитивны, от целома остается еще осевой отдел (медианная лакуна), которая в передней трети тела еще сильнее редуцируется и распадается на спинную и брюшную (разделения нет только у *Ozobranchus* — по *Ока*). У *Arhynchobdellida* распа-

дение на *спинную* и *брюшную* лакуны совершается почти на всем протяжении тела. В этих двух лакунах у *Rhynchobdellida* лежат спинной и брюшной кровеносные сосуды. У *Arhynchobdellida* (рис. 263, С) эти сосуды атрофировались. Кроме этих лакун, у всех пиявок (кроме *Acanthobdella*) сохраняются две *боковые*

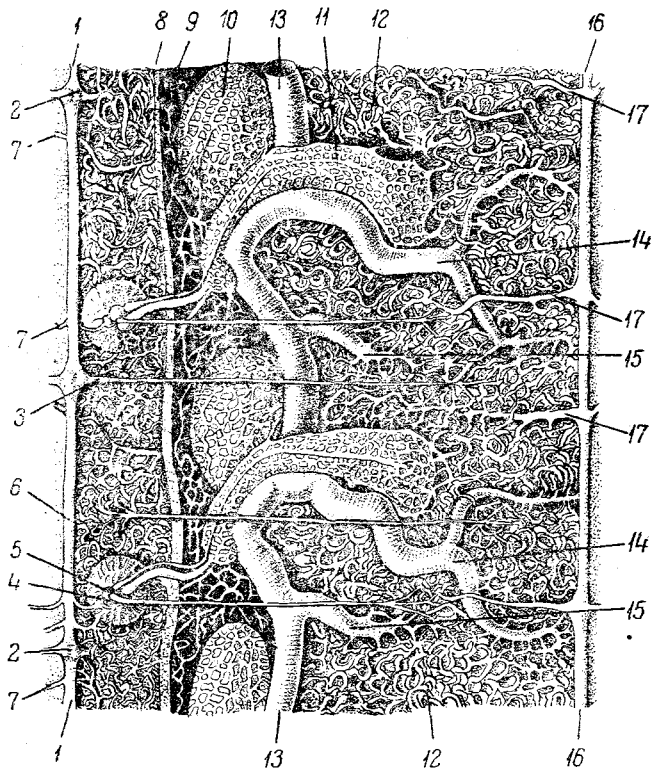


Рис. 264. *Hirudo medicinalis*, левая половина тела, развернутая от брюшной до спинной лакуны.

1 и 6 — брюшная лакуна; 2 — ганглий внутри лакуны; 3 — дорсо-вентральная лакуна; 4 — поперечные стволы; 5 — ампула; 7 — латеро-вентральные лакунарные стволы; 8 — семепровод; 9 — свободный конец нефридия; 10 — мочевого пузыря; 11 — железистая часть нефридия; 12 — капиллярная сеть; 13 — боковая лакуна; 14 — латеро-дорсальные ее ветви; 15 — латеральные ветви боковой лакуны; 16 — спинная лакуна; 17 — кожные веточки спинной лакуны (по Г р а т и о л е).

продольные лакуны. Боковые лакуны тянутся в виде двух тонких, но с довольно мощной мускулатурой каналов, сообщающихся с медианно-расположенными лакунами. Сообщения между продольными лакунами могут быть разбиты на две категории. Одна состоит из множества сильно ветвящихся и неправильных *промежуточных лакун* — ничтожных остатков целома в паренхиме (рис. 264). Кроме того имеется, особенно в среднем отделе тела, категория строго

локализованных кольцевых комиссур. Эти комиссуры, в числе одной или двух на сегмент, состояются из замкнутого лакунарного кольца, состоящего из спинной и брюшной половин. На месте перехода двух половин кольца друг в друга они дают латеральную веточку, которая вздувается под кожей в особый *боковой пузырек*. Пузырек при помощи отводящего канала открывается в боковую лакуну. Пузырьки обладают мускулистыми стенками и ритмически пульсируют, начиная от переднего к заднему. Число пузырьков достигает одиннадцати пар. У многих видов стенка пузырька образует вдающуюся в его просвет неполную перегородку, которая играет роль при распределении тока крови, идущего через пузырек. Такое распределение лакун имеют *Ichthyobdellidae*; у *Glossosiphonidae* и *Arhynchobdellida* отсутствуют боковые пузырьки. Боковые лакуны *Arhynchobdellida* приобретают большую мощность, а мускулатура их крайне сильно развита. Будучи остатками целома, лакуны всегда выстланы перитонеальным эпителием. В стенках боковых лакун залегают сплошным слоем или изолированно (*Johannsonia*) кольцевые мышечные волокна. При впрыскивании пиявкам аммиачного кармина (К о в а л е в с к и й, 1897) жидкость лакун остается бесцветной, тогда как содержимое настоящих сосудов окрашивается в красный цвет, что ясно говорит об отсутствии сообщения между обеими системами полостей. Кроме того амёбоциты, встречающиеся в лакунах и в сосудах, имеют разный вид и различные размеры.

К р о в о о б р а щ е н и е. В спинном кровеносном сосуде кровь движется вперед, в брюшном — назад, как у *Chaetopoda*. Циркуляция лимфы в лакунах у *Rhynchobdellida*, повидимому, не столь правильна, но все же имеется. З е л е н с к и й (1915) предполагает, что в спинной лакуне лимфа тоже движется вперед, потом при диастоле лежащего в лакуне спинного сосуда лимфа выдавливается в боковые комиссуры, а оттуда в пузырьки. Из них лимфа поступает через направленные косо назад отводящие каналы в боковые лакуны и течет по ним назад. Часть крови из спинной лакуны идет по комиссурам прямо в брюшную. В брюшной лакуне циркуляция, повидимому, и наиболее медленная и наименее правильна. Уже у *Rhynchobdellida* лимфа лакун принимает на себя, наряду с кровью, дыхательную функцию. У *Arhynchobdellida*, где сосуды полностью исчезли, перемена функции выражается и внешним образом, в принятии красного цвета вследствие присутствия в ней растворенного гемоглобина.

Общее о пиявках. Итак, у различных пиявок постепенно упрощающаяся (уменьшение числа кольцевых сосудов) и исчезающая система кровеносных сосудов заменяется целомом: происходит субституция одной системы другой. При этом особенно любопытно, что, параллельно с физиологическим превращением целома в кровеносную систему, происходит и его морфологическое уподобление последней. В самом деле, из обширной полости, поделенной поперечными септами, без правильного круговорота жидкости в ней, целом, по мере изменения функции, принимает: 1) вид каналов (— параллельно сосудам); 2) каналы разделяются на продольные лакуны и на коль-

цевые комиссуры (— параллель сосудам); 3) появляется мускульная обкладка лакун, облегчающая циркуляцию; 4) появляются специальные пропульсаторные приспособления — боковые пузырьки — аналогичные боковым сердцам *Oligochaeta*, *bulbilli* у ланцетника и т. п. Даже расположение продольных лакунарных стволов (брюшной и спинной) и направление тока крови в них отчасти совпадают с настоящей кровеносной системой *Chaetopoda*.

Класс эхиурид (Echiurida)

Все Echiurida, кроме карликовых самцов *Bonellia*, обладают кровеносной системой. Она состоит (рис. 162) из короткого, едва достигающего второй трети тела спинного сосуда, продолжающегося по спинной стороне хоботка вплоть до конца последнего, и из длинного, тянущегося вдоль всего туловища под кишечником брюшного сосуда. Спинной сосуд задним своим концом выходит из короткого околокишечного кровеносного синуса. Оба продольные сосуда соединены друг с другом в двух местах кольцевыми комиссурами. Передняя пара комиссур соединяет передние концы обоих сосудов, огибая в виде широкой петли хоботок; задняя комиссура находится на уровне заднего конца околокишечного синуса, т. е. в конце передней трети тела. Здесь от брюшного сосуда поднимаются кверху две сосудистые ветви, огибающие кишку и впадающие в околокишечный синус. Главные сосуды снабжены мускулатурой. Кровь течет из синуса по спинному сосуду вперед, затем по комиссуре в брюшной сосуд и оттекает назад. Большая часть этой крови возвращается по задней комиссуре в околокишечный синус. Известная часть течет, однако, далее назад и служит для питания половой железы. У самцов *Bonellia* сосуды атрофированы.

Как видно, кровеносная система Echiurida близка к таковой кольцецов. Спинной и брюшной сосуды гомологичны соответственным сосудам *Chaetopoda*. Кольцевые комиссуры Echiurida, повидимому, представляют собой остаток системы метамерных сосудистых колец, имеющих в типичных кольцецов.

Класс плеченогих (Brachiopoda)

Brachiopoda — единственные из червеобразных, обладающие кровеносной системой. Последняя, однако, требует еще переисследования, ибо многие пункты ее еще невыяснены. Циркуляторный аппарат в общем слабо дифференцирован и состоит, главным образом, из субперитонеальных лакун, лежащих между перитонеумом и эпителием кишки (I o u b i n, 1892; В l o c h m a n n, 1892—1893). Лакуны лишены собственных эпителиальных стенок. Однако в некоторых местах лакуны могут превращаться в каналы и даже получать свою выстилку (в гонадах).

К спинной стороне желудка подвешен небольшой грушевидный мешочек, суженным концом смотрящий книзу. Стенки его состоят

из соединительной ткани, но с мощной прослойкой продольных или косых мышц. Это — сердце (рис. 265). Нижний конец его слеп, верхний же продолжается в аорту, которая следует кверху по спинной стороне желудка и пищевода. Далее аорта образует околоротовое кольцо и распадается на две ветви, проникающие в руки. Артерии рук дают от себя тонкие сосудики щупалец. От боков сердца берут начало две половые артерии, которые распадаются каждая на спинную и брюшную ветви. Эти артерии резко ограничены и обладают

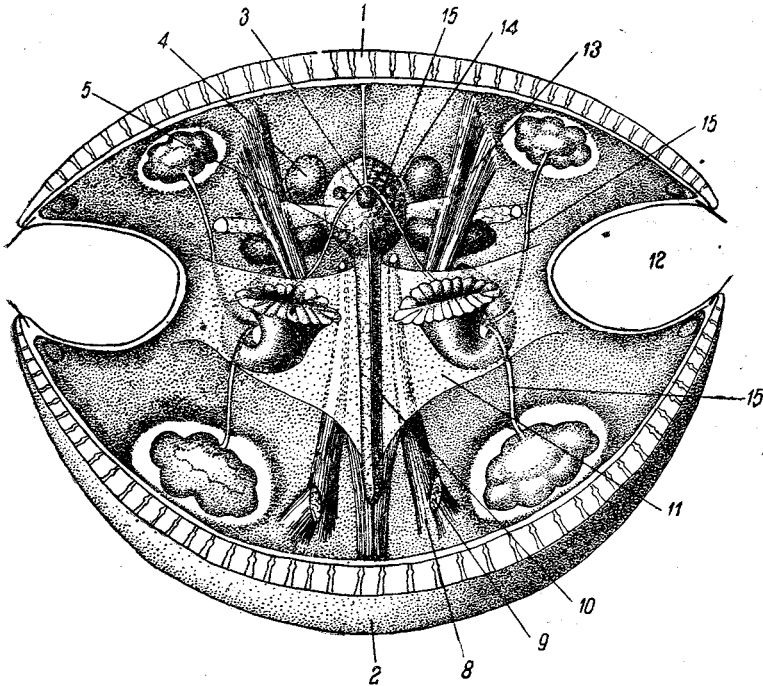


Рис. 265. Схема поперечного разреза через тело Brachiopoda.

1 — спинная створка; 2 — брюшная створка; 3 — сердце; 4 — печень; 5 — желудок; 8 — мышцы, раскрывающие раковину; 9 — мышцы — вращатели раковины; 10 — кишечник; 11 — поперечный мезентерий; 12 — часть полости раковины; 13 — дополнительные сердца; 14 — дополнительные сердца; 15 — кровеносные сосуды; между вырезками внутри тела видны две воронки нефридиев.

собственным эндотелием. Половые артерии проникают в четыре гонады и расширяются в каждой из них в объемистый питательный канал, который на дистальном конце гонады покидает ее в виде нескольких тонких канальцев. В связи с двумя главными половыми артериями находятся при помощи коротких каналов два *дополнительные сердца*, лежащие по бокам желудка. Эндотелия в них нет, но слабая мускульная обкладка имеется.

У *Crania* из Ecardines сосуды, по Blochmann (1893), более резко обособлены и повсюду обладают эндотелием. Вместо пары боковых сердца по сторонам аорты у *Crania* имеются три пары

сердечных мешочков, лежащих по бокам желудка и сообщающихся с аортой. Венозная система плохо изучена. Жидкость крови бесцветна и содержит амебоциты.

При быстром вскрытии *Terebratula Blochmann* видел, что сердце сокращалось через каждые 30—40 секунд.

В кровеносной системе Brachiopoda интересно наличие обособленного пропульсаторного аппарата, который может претендовать на сравнение с сердцем высших беспозвоночных. У Chaetopoda тоже были намеки на дифференцировку известного участка спинного сосуда и на превращение его в пропульсаторный орган. Однако у Brachiopoda сердце имеет, повидимому, более локализованный характер. Другим интересным моментом является наличие дополнительных сердец или вообще многих сердечных мешочков (у *Crania*). Это говорит нам, что пропульсаторный аппарат Brachiopoda все же находится еще на низшей ступени развития; он не централизован, и вследствие этого кровообращение у плеченогих не может быть достаточно хорошо урегулировано. Наконец Brachiopoda могут служить примером множественной закладки новообразующихся органов. Прimitивные, просто организованные пропульсаторные органы очень часто закладываются во множественном числе: боковые сердца Oligochaeta, bulbilli ланцетника, сердца Brachiopoda. Это явление касается не только настоящей кровеносной системы, но и образований, ее замещающих. Так, на пути целомических лакун пиявок возникают множественные пропульсаторные органы — боковые пузырьки.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Кровеносная система членистоногих несомненно происходит от таковой кольчатых червей, но она столь изменена, что установление гомологии возможно лишь по отношению к пропульсаторному аппарату, или сердцу, которое несомненно отвечает спинному сосуду кольчатых червей. Таким же гомологом спинного сосуда можно считать и переднее и заднее продолжения сердца, т. е. переднюю и заднюю аорты. Трудность установления дальнейших гомологий объясняется, вероятно, тем, что у Arthropoda типичный целом заменяется миксоцелом, что приводит к сильным сдвигам в области первичной и вторичной полости тела. Кровеносная система Branchiata и Tracheata не обнаруживает резких различий. Чаще всего сосудистая система ограничивается посылаемыми сердцем вперед и назад аортами, причем нередко дело ограничивается лишь одной передней аортой, а задний конец сердца замкнут слепо. Лишь в редких случаях от сердца, кроме аорт, отходят парные боковые сосуды. Еще реже, кроме спинного, имеется брюшной сосуд, однако, судя по всему, не гомологичный таковому кольчатых червей. Этот брюшной сосуд возникает независимо у отдельных групп Arthropoda. В общем сосудистая система развита слабо, не замкнута, и нередки случаи, когда от всей кровеносной системы остается только сердце. У наиболее мелких форм и последнее может исчезать.

Примитивные формы обладают вытянутым в длину, трубчатым сердцем, снабженным метамерно расположенными боковыми входными отверстиями, или остиями. Гораздо чаще сердце более или менее укорачивается, а метамерное расположение остий утрачивается.

Класс ракообразных (Crustacea)

Наиболее примитивные отношения встречаются у отряда Branchiopoda (рис. 267, А, В). Так, у *Branchipus* открытое на обоих концах сердце имеет вид длинной узкой трубки, лежащей над кишечником на всем протяжении груди и брюшка. Сердце *Branchipus* имеет восемнадцать пар метамерных боковых остий, снабженных клапанами, которые позволяют крови входить в сердце при его диастоле из околосердечного спинного синуса, но препятствуют ее выходу при систоле сердца. У *Arpus* сердце тоже длинное, но достигает лишь до XI грудного сегмента и имеет всего одиннадцать пар остий. Кровеносных сосудов обычно нет. У *Notostraca* имеется на переднем конце отходящая от сердца короткая аорта. Частота биения сердца достигает 130—170 ударов в минуту.

Cladocera (рис. 267, К), раньше объединявшиеся с *Branchiopoda*

в один отряд, обнаруживают сильно укороченное и упрощенное строение сердца. Сердце *Cladocera* позади замкнуто, а впереди несет выходное отверстие, края которого лишь у *Leptodora* (рис. 266, А) вытянуты в так называемую луковичу (*bulbus arteriosus*). В луковиче находится нежный клапан, состоящий из единственной пластинчатой клетки. Сердце *Cladocera* несет лишь одну пару остий и охвачено неправильной сетью оброчей из поперечнополосатых мышечных волокон; у *Leptodora*, кроме того, по краям вытянутых в продольном

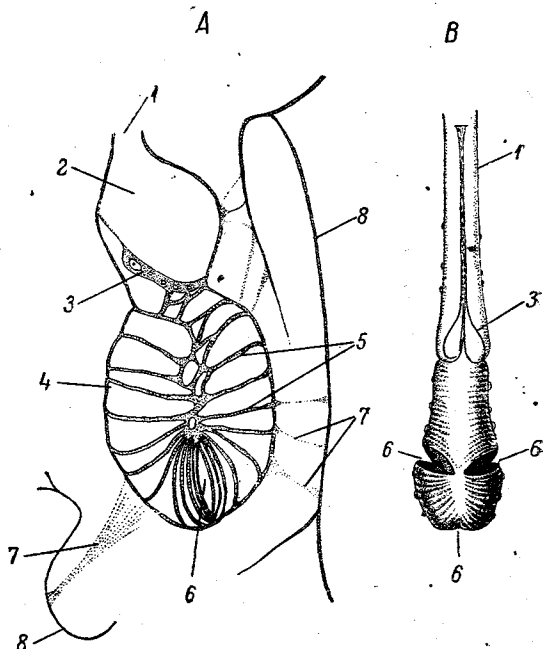


Рис. 266. А — сердце *Leptodora hyalina*.

1 — аорта; 2 — луковича аорты; 3 — клапан аорты; 4 — сердце; 5 — мышцы стенок сердца; 6 — остия; 7 — мускулы — распырители сердца; 8 — спинные и брюшные покровы тела.

В — сердце *Eucalanus*; обозначения те же (А — из Виттерштейна, В — по Клаусу).

направлении остий мышцы располагаются в продольном направлении. Интересно, что у *Leptodora*, обладающей особенно крупными гребными антеннами, у основания последних развиваются дополнительные накачивательные аппараты. Здесь в полости конечности имеется вдающаяся в ее просвет полулунная перепонка. К свободному краю ее прикреплена тонкая мышца, другим концом связанная с внутренней стенкой конечности. Подергивание мышцы заставляет перепонку вибрировать, подталкивая кровь, которая поступает внутрь антенны. Сердце *Cladocera* сокращается до 200—250 раз в минуту.

Среди *Copepoda* сердце в виде короткого спинного мешочка сохраняется лишь у *Calanidae* (рис. 266, *B*) и *Pontellidae*. Оно снабжено тремя остиями (одна спинная и две боковых) и короткой передней аортой. Частота биений сердца достигает 150 раз в минуту. У прочих *Copepoda* кровеносная система отсутствует, и движение полостной жидкости обеспечивается сокращениями кишечника.

Очень интересны отношения «кровеносной» системы у некоторых паразитических *Copepoda*, например у *Lernanthropus* по Heider. Сердца нет, но имеется, повидимому, вполне замкнутая система каналов с красноватой жидкостью. Два главные продольные брюшные канала пробегают по бокам кишки и принимают от стенок последней мелкие сосудики. Эти сосуды дают от себя сеть анастомозирующих сосудов в конечности, а впереди соединяются в спинной продольный сосуд. Движение крови в каналах вызывается сокращениями кишки. Повидимому эта система служит исключительно для распределения по телу питательной жидкости, не играя дыхательной роли.

Среди *Ostracoda* сердцем обладают лишь *Cypridinidae* и *Haloscuridae*, тогда как прочие ракушковые рачки вовсе лишены кровеносной системы.

У *Cirripedia* кровеносная система развита слабо. Над желудком находится так называемый роstralный синус, который некоторые называли сердцем, но который лишен собственной мускулатуры. *Leptostraca* (рис. 267, *D*) во многих отношениях обнаруживают примитивные черты. Сердце длинное, вытянутое до IV сегмента брюшка, но остии в числе семи пар имеются лишь в грудном отделе. На переднем и заднем концах сердца имеется по снабженному двумя клапанами выходному отверстию, ведущему в короткую головную и заднюю аорты. У прочих *Malacostraca* сердце посылает от себя более или менее развитую систему периферических сосудов.

Отряд *Amphipoda* (рис. 267, *E*) обнаруживает некоторое стягивание сердца в грудной отдел, так как продолговатое сердце бокоплавов тянется лишь со II по VII сегменты груди, а иногда даже с IV или лишь до VI. Остий имеется три пары. Сердце посылает от себя переднюю и заднюю аорты, очень слабо ветвящиеся, а у *Hyperiididae* — еще и до трех пар боковых артерий.

У отряда *Isopoda* (рис. 267, *F*, *G*) сердце, наоборот, почти целиком помещается в брюшке, лишь передним своим концом заходя в грудь. Только у *Jaera* оно вытягивается и большей своей частью

залегает в грудном отделе. Остий две пары, иногда даже одна пара, причем закладываются они симметрично, но впоследствии смещаются, занимая характерное чередующееся положение. Сзади сердце заканчивается слепо, а вперед посылает от себя головную, или переднюю, аорту. Кроме того имеется пять пар боковых артерий (рис. 268). У разных Isopoda сердце дает от 100—200 сокращений в минуту.

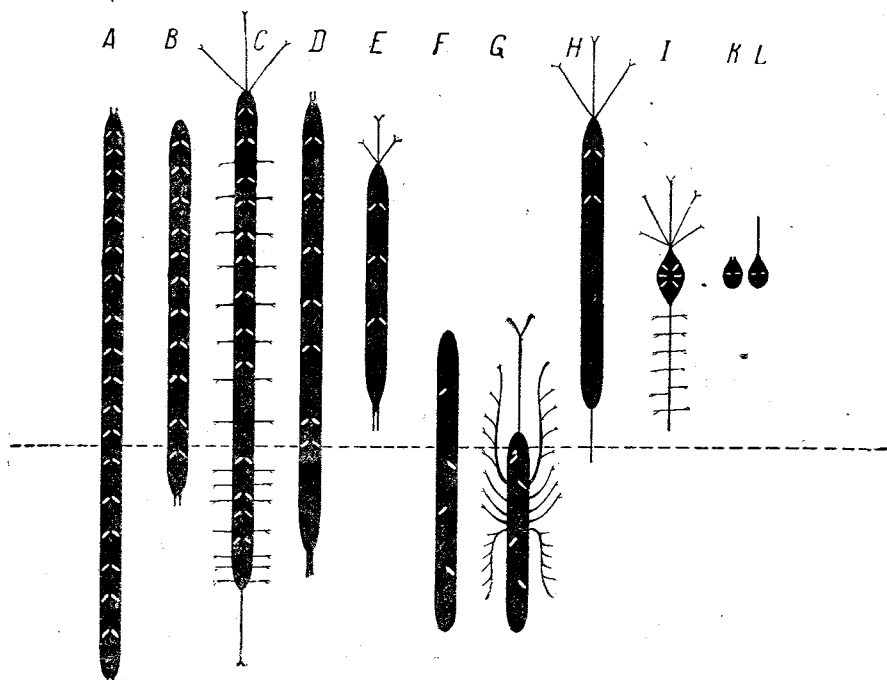


Рис. 267. Схема кровеносной системы различных раков. A — *Branchipus*; B — *Apus*; C — *Stomatopoda*; D — *Leptostraca*; E — *Amphipoda*; F — *Asellus*, *Idotea*; G — *Anilocra*, *Bathyones*; H — *Mysidacea*; I — *Decapoda*; K и L — *Cladocera*, часть *Soropoda*, часть *Ostracoda* (*Cypridinidae*, *Halocypridae*). Горизонтальная прерывистая линия обозначает границу между грудью и брюшком. У *Stomatopoda* самый передний конец сердца заходит в голову. Остии изображены в виде белых щелей на фоне черного сердца. (Оригинал.)

Головная аорта на своем переднем конце дихотомизирует, охватывает пищевод и на брюшной стороне переходит в лежащую под брюшной нервной цепочкой стернальную артерию; с побочными ветвями стернальной артерии анастомозируют и веточки боковых сердечных артерий, так что получаются отношения, напоминающие отношения у *Chaetopoda* между спинным и невральным сосудами — метамерные кольцевые комиссуры.

Отряд *Decapoda* (рис. 267, I) отличается укороченным, торакальным сердцем, подвешенным в перикардии при помощи шести связок. Оно имеет три пары (у *Alpheidae* — пять пар) остий. Перикардиальный

синус повсюду замкнут и пронизан только отверстиями для прохода уносящих жаберных сосудов. Спинная стенка перикардия прилегает к гиподерме, брюшная содержит в себе мышцы. От сердца берут начало семь артерий (рис. 269): головная аорта, две боковые головные артерии, несущие кровь к желудку и антеннам, две печеночные артерии, задняя аорта и особая *arteria descendens*. Отходя от заднего конца сердца, *a. descendens* опускается вертикально вниз, пронизывает брюшную цепочку между ганглиями третьей и четвертой пар ходных ног и впадает в стернальную артерию. Онтогенетически *a. descendens* закладывается как парный сосуд, у которого либо правая, либо левая ветвь потом атрофируется.

Сердце дает (у *Cancer*) от 90 до 120 ударов в минуту. Для выяснения быстроты кровообращения Леонович выпрыскивал в ногу

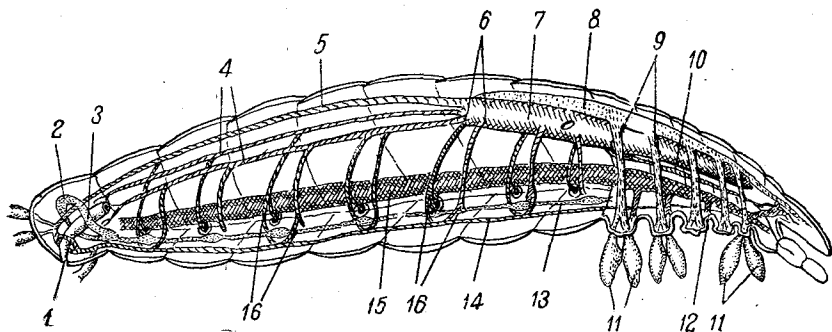


Рис. 268. Схема кровообращения *Isopoda*. Сердце и артерии косо исчерчены, брюшной синус обозначен перекрещивающимися линиями.

1 — рот; 2 — мозг; 3 — окологлоточные комиссуры; 4 — боковые артерии передних торакальных сегментов; 5 — аорта; 6 — боковые артерии VI торакального сегмента; 7 — сердце; 8 — перикардиальный синус; 9 — бронхоперикардиальные каналы; 10 — брюшные боковые артерии; 11 — брюшные конечности; 12 — каналы, проводящие кровь из брюшного синуса в жаберные придатки брюшных ног; 13 — брюшная нервная цепочка; 14 — субневральная, или стернальная, артерия; 15 — брюшной синус; 16 — ветви боковых артерий, идущие к оракальным конечностям (из Ланга).

Carcinus дефибрированную кровь млекопитающих. При этом уже через 20 секунд эритроциты оказывались во всей кровеносной системе рака, т. е. полный круговорот крови происходил три раза в минуту. В дополнение к сердцу головная аорта позади глаз обладает особым сократимым расширением — лобное сердце, или *cor frontale*. Кровь представляет бесцветную, реже красноватую от присутствия каротиноидов жидкость, плазма которой у многих *Decapoda* (в особенности у краббов) содержит в качестве вещества, связывающего кислород, *гемоциан*. Гемоциан есть белковое соединение, характеризующееся присутствием в нем меди. Благодаря гемоциану кровь при долгом стоянии на воздухе синеет. Кровь содержит амебоциты нескольких разных типов.

У отряда *Euphausiacea* короткое торакальное сердце снабжено всего двумя парами остий. В остальном кровеносная система сходна с *Decapoda*, только по бокам задней аорты от сердца отходит еще пара

задних боковых артерий (a. laterales posteriores). Кроме того сама задняя аорта — парная. Это обстоятельство пытаются объяснить наличием в брюшке Euphausiacea двух мощных светящихся органов, которые парная задняя аорта снабжает кровью.

Несколько aberrantные отношения обнаруживает отряд Stomatopoda (рис. 267, С), дающий смесь признаков примитивного и высоко дифференцированного типа. Прежде всего, сердце Stomatopoda вытянуто так сильно, как это наблюдается только у наиболее примитивных Entomostraca. Начинаясь в области максилл, сердце доходит до V брюшного сегмента. Однако, с другой стороны, происходит дифференцировка сердца на маленький луковичеобразный передний отдел и на длинный задний. Сердце имеет 13 пар метамерных остий. Впереди сердце дает головную аорту и две передние боковые артерии, назади — короткую заднюю аорту, направляющуюся в тель-

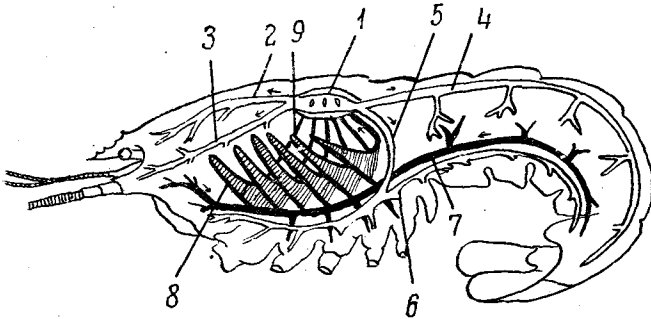


Рис. 269. Кровообращение *Potamobius*.

1 — сердце с тремя остиями; 2 — головная аорта; 3 — сифоновая артерия; 4 — задняя аорта; 5 — arteria descendens; 6 — arteria sternalis; 7 — брюшной синус; 8 — капилляры жабер; 9 — уносящие каналы жабер, которые доставляют кровь в перикардий.

сон. По бокам от сердца отходят пятнадцать метамерных пар боковых артерий груди и брюшка. Кроме того под брюшной нервной цепочкой имеется длинная a. sternalis (subneuralis), которая назади сообщается с последней парой боковых артерий. Она находится в сообщении и с некоторыми другими боковыми артериями. Таким образом и здесь намечается система кольцевых сосудистых дуг между сердцем и стеральной артерией. Кровь Stomatopoda, повидимому, содержит гемоциан.

Общее о раках. Среди класса ракообразных можно наметить две линии изменения кровеносной системы: одну у Entomostraca, другую у Malacostraca. Исходное состояние ее в обоих случаях одинаково: длинный спинной сосуд, снабженный большим числом метамерных парных остий, открытый на обоих концах. На этих концах у обоих подклассов сердце продолжается в сильно (у Malacostraca) или слабо (у Entomostraca) развитые головную и заднюю аорты. Кроме того, по мнению Giesbrecht, соответственно каждому метамеру, от сердца предков Crustacea отходило по паре боковых арте-

рий. Артерии сохранились вполне лишь в груди и брюшке *Stomatopoda* (восемь пар грудных и семь пар брюшных). Из головных метамерных артерий сохранилась лишь одна пара: передние боковые артерии *Decapoda*.

У *Entomostraca*, исходя из этой схемы, мы видим атрофию периферической кровеносной системы, от которой остаются только слабо развитые передняя и задняя аорты.

Кроме того параллельно с уменьшением размеров тела происходит укорачивание сердца (*Cladocera*, *Ostracoda*, некоторые *Copepoda*), или даже исчезновение его (*Copepoda*, часть *Ostracoda*). Здесь, следовательно, укорачивание сердца и уменьшение числа остий вызываются уменьшением размеров животного.

У *Malacostraca*, с одной стороны, наблюдается усложнение периферической системы: дифференцируется стеральная, или субневральная, артерия, питающая нервную систему, боковые артерии сильно ветвятся. С другой стороны, по направлению к *Euphausiacea* и *Decapoda* происходит укорачивание сердца, служащее для централизации кровообращения. Следствием укорачивания сердца является исчезновение метамерного его строения, боковых артерий и уменьшение числа остий при усиленном развитии передней и задней аорт. *A. descendens* является, повидимому, остатком одной из пар боковых артерий. Метамерные боковые ветви вырабатываются здесь на протяжении задней аорты. Таким образом у *Crustacea* одно и то же морфологическое изменение, а именно укорачивание сердца и уменьшение числа остий в одном случае (у *Malacostraca*) носит прогрессивный, в другом (у *Entomostraca*) — регрессивный характер.

Субневральная артерия моложе прочих упомянутых частей кровеносной системы. Это доказывается тем, что характер ее сообщения с сердцем у разных групп *Crustacea* весьма различен, а также тем, что иногда она состоит из нескольких отдельных участков. Вероятно она сложилась из концевых ветвей боковых артерий, которые служили для питания отдельных ганглиев нервной цепочки. Впоследствии эти ветви распространились по брюшной линии, соединились между собой и образовали цельный брюшной сосуд.

Важную составную часть сердца ракообразных составляет слой поперечнополосатых мышц, подостланных изнутри тонкой перепонкой (*intima*) и одетых снаружи соединительнотканной оболочкой (*adventitia*). Мышцы имеют поперечное или спиральное расположение и часто поделены на систему полуколец, соединенных медианным швом (*raphe*); эта особенность строения зависит от развития мускулатуры из двух рядов боковых эмбриональных клеток-образователей (кардиобластов), охватывающих с боков участок бластоцеля, т. е. просвет будущего сердца. *Intima* представляет собой сарколемму мышечного слоя; эндотелия нет. На сосуды мышечная обкладка сердца не переходит. Как уже видно из описания, кровеносная система ракообразных не замкнута: кровь лишь часть своего пути проходит в сосудах с собственными стенками, тогда как остальная часть проходит в незамкнутых пространствах — синусах. Один из

этих синусов располагается на спинной стороне тела, отделен от прочих участков полости тела горизонтальной перегородкой и содержит в себе сердце. При диастоле кровь входит в сердце через остии, а при систоле устремляется вон из него по артериальным стволам. По сосудам кровь течет ко всем органам и в конечности, но тонкие разветвления сосудов обрываются, и тогда кровь поступает в синусы полости тела. Далее кровь из периферических мелких синусов поступает постепенно в большой вентральный синус. Затем эта венозная кровь направляется в жабры. Полость каждой жаберы поделена продольной перегородкой на два канала. Кровь, попавшая в жабру по приносящему каналу, уходит оттуда по уносящему. Окисленная в жабрах кровь попадает в систему так называемых бранхио-перикардиальных каналов — вен, которые прободают стенку перикардиального синуса и изливают в последний принесенную ими кровь. Так дело обстоит у Decapoda; у других раков устройство периферической венозной системы проще.

Класс мечехвостов (Xiphosura)

В общем кровеносная система мечехвостов (рис. 270) построена по тому же принципу, как у раков. Длинное сердце, залегающее частью в головогрудь, частью в брюшке, сзади замкнуто и имеет по бокам восемь—девять пар остий. От переднего конца сердца отхо-

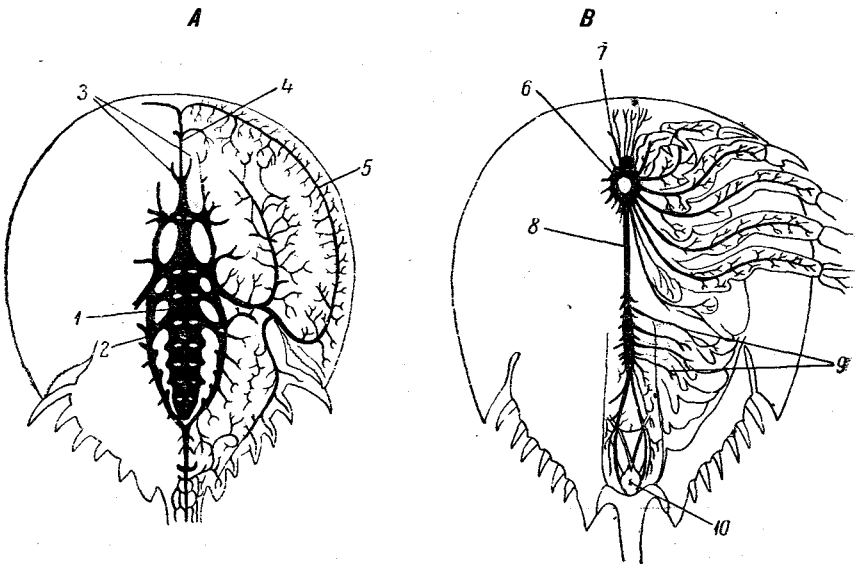


Рис. 270. Кровеносная система *Limulus*. А — спинная часть системы; В — брюшная часть.

1 — сердце с 8 парами остий; 2 — коллатеральная артерия; 3 — дуга аорты; 4 — лобная артерия; 5 — краевая артерия головогруды; 6 — кольцевой артериальный синус; 7 — глазная артерия; 8 — брюшная артерия; 9 — жаберные артерии; 10 — порошица (по М и л ь н Э д в а р д с у).

дят совместно лобная артерия (*a. frontalis*) прямо вперед и две дуги аорты, которые огибают жевательный желудок, спускаются книзу и соединяются в брюшную артерию (*a. ventralis*). Последняя протекает назад вдоль брюшной нервной цепочки, частично охватывая её. Кроме того передняя половина сердца дает четыре пары боковых артерий, соединяющихся с каждой стороны в коллатеральную артерию, а эти продольные коллатеральные артерии позади сердца соединяются друг с другом и дают верхнюю брюшную артерию (*a. abdominalis superior*). Венозная система не развита, кровеносная система не замкнута. Кровь возвращается из жаберносных брюшных ножек к сердцу по пяти парам бранхио-перикардиальных каналов. Большая часть венозной системы сосудиста, вследствие чего Milne-Edwards называл кровеносную систему *Xiphosura* самой совершенной среди всех *Arthropoda*.

Класс паукообразных (*Arachnoidea*)

В этом классе, так же как и у раков, наблюдается постепенное укорачивание сердца и упрощение кровеносной системы (рис. 271). Одна из причин, вызывающих эти изменения, есть уменьшение раз-

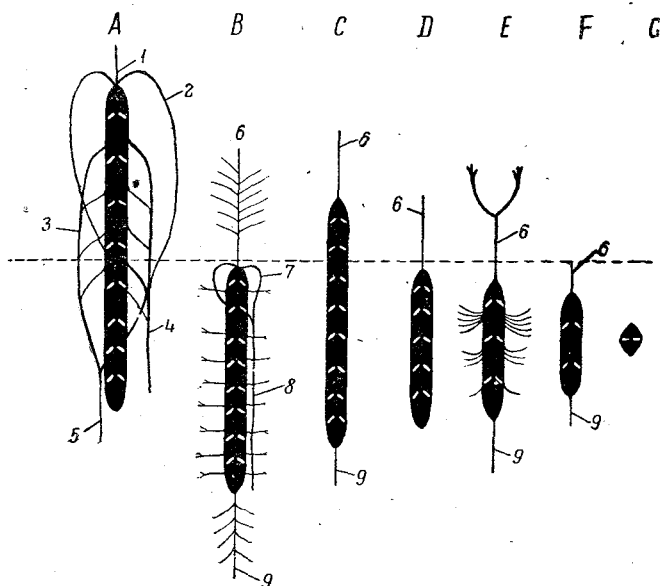


Рис. 271. Схемы кровеносной системы *Arachnoidea*. А — кровеносная система *Xiphosura*; В — *Scorpionidea*; С — *Solpugidea* и часть *Pedipalpi*; D — *Tartaridae*; E — *Araneina*; F — *Phalangidea*; G — *Acarina*.

1 — лобная артерия; 2 — дуги аорты; 3 — коллатеральные артерии; 4 — брюшная артерия; 5 — верхняя брюшная артерия; 6 — передняя аорта; 7 — дуги аорты; 8 — супраневральная артерия; 9 — задняя аорта. (Оригинал.)

меров (Asarina); другую следует видеть в дифференцировке трахейной системы, которая коррелятивно действует угнетающе на циркуляторный аппарат.

Длиннее всего сердце у Solpugidea, которые в этом отношении обладают примитивными признаками. Сердце тянется через два грудных и семь брюшных сегментов и снабжено восемью парами остий, причем две передние пары лежат в области головогруды. Стенки сердца состоят из наружного слоя продольных и внутреннего слоя кольцевых мышц.

Под сердцем проходит толстый трахейный ствол, снабжающий его воздухом.

В остальных отношениях кровеносная система сольпуг, однако, сильно упрощена, что находится в несомненной зависимости от мощного развития у них трахейной системы. Сердце посылает от себя лишь короткую переднюю аорту, доходящую до головного мозга, а от заднего конца сердца идет тонкий задний сосуд к анальному отверстию. Сердце перистальтически сокращается, выгоняя кровь через оба конца. Кровь бесцветна и содержит многочисленные круглые клетки, обладающие (по Г а д з и к е в и ч у) фагоцитарной способностью.

Учитывая упрощенность периферической кровеносной системы сольпуг, наиболее примитивную картину этой системы среди паукообразных мы должны искать у скорпионов. У них мы находим длинное, но залегающее целиком в брюшке, восьмикамерное сердце, посылающее от себя переднюю и заднюю аорты. Передняя аорта дает по направлению вперед ветви ко всем конечностям головогруды, задняя — несколько пар боковых веточек. Кроме того от самого начала передней аорты идет книзу комиссуральная дуга, соединяющая этот сосуд с особой супраневральной артерией, которая, вероятно, гомологична брюшной артерии *Xiphosura* и пробегает над брюшной нервной цепочкой. Наконец от каждой камеры сердца берет начало пара небольших боковых артерий. Таким образом кровеносная система *Scorpionidea* обнаруживает черты метамерного строения. Гистологическое строение сердца П а в л о в с к и й (1917) рисует так. Строму сердца образует соединительная ткань. В ней расположены снаружи нежные продольные гладкие мышцы. Далее внутри заложен слой полулунных поперечнополосатых мышц, охватывающих сердце с обеих сторон. Внутри сердце выстлано тонкой перепонкой (intima), которая по своему происхождению представляет перимизий, одевающий мышечные волокна

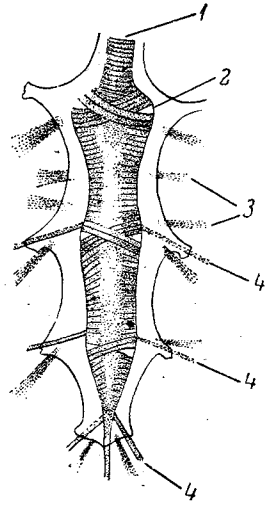


Рис. 272. Сердце паука *Pholcus phalangoides*.

1 — аорта; 2 — остии, окруженные перекрещенными мышцами; 3 — мышцы, прикрепляющие сердце к стенке тела; 4 — три пары боковых сердечных артерий.

изнутри. О наличии особого эндотелия, выстилающего полость сердца, Павловский высказывается с осторожностью. Сердце

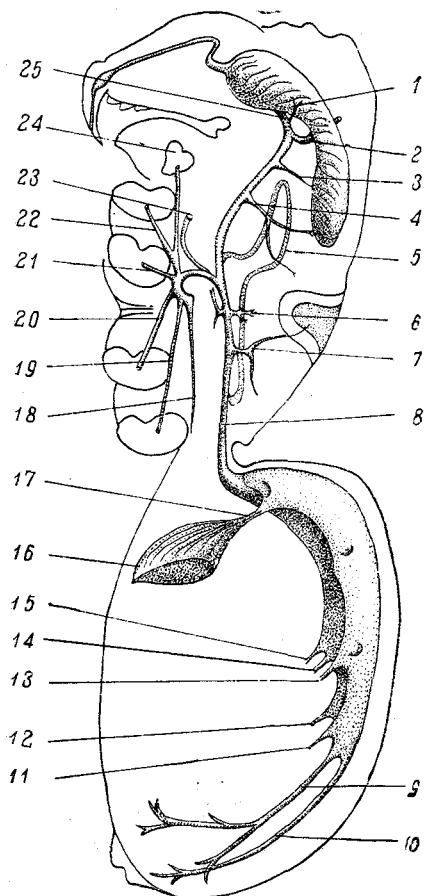


Рис. 273. Кровеносная система паука *Lycosa carolinensis*.

1, 3 и 4 — спинные ветви головной артерии; 2 — глазная артерия; 5 — передний слепой дивертикул кишки; 6 — спинная артерия; 7 — спинная поперечная артерия; 8 — аорта; 9 — задняя артерия; 10 — задняя аорта; 11 — артерии дорзо-вентральных мышц брюшка; 12—15 — боковые артерии сердца; 16 — легкое; 17 — легочный уносящий сосуд; 18 — arteria recurrens; 19—22 — артерии ног; 23 — артерия пищевода; 24 — основание педицпалпы; 25 — артерия хелицер (по Петрункевичу).

лежит в околосердечном участке полости тела или в перикардиальном синусе. Из сосудов кровь изливается в лакуны, а оттуда в более крупные синусы. Из крупных синусов переднебрюшная кровь идет в легочные листки легких, а оттуда направляется в перикардий.

У *Pedipalpi* кровеносная система крайне напоминает как по устройству сердца (восемь камер), так и по периферическим сосудам, таковую скорпионов. Следует лишь отметить, что у части *Pedipalpi* (*Tarantidae*, рис. 271, D) число остий снижается до пяти пар, а задняя аорта слабо развита в связи с более коротким, чем у скорпионов, брюшком.

Следующий этап укорачивания сердца иллюстрирует отряд *Agapeina*. Сердце их целиком залегает в брюшке и несет четыре пары (*Tetrapneumones*) или три пары (*Dipneumones*) остий (рис. 272). Сосудистая система довольно хорошо развита (рис. 273). Передняя, или головная, аорта идет через стебелек брюшка в голову, раздваивается на уровне сосательного желудка и дает с каждой стороны так называемую гусиную лапку: пять пар сосудов к II—VI парам конечностей и одну пару вперед к хелиперам и голове. По бокам от сердца отходят три пары боковых артерий, а позади — задняя аорта. Капилляров нет, и кровь изливается в мелкие лакуны, а из них собирается в три главных синуса головы: медианный и два боковых; такие же три синуса имеются и в брюшке. Из всех синусов

кровь притекает к легким, а от последних по паре легочных вен направляется в перикардий.

Трехкамерное сердце *Phalangidea* обладает всего двумя парами остий и посылает от себя только короткие переднюю и заднюю аорты.

Продолговатое сердце *Pseudoscorpionidea* замкнуто сзади слепо, имеет пару остий неподалеку от заднего конца и посылает от себя вперед короткую, вскоре обрывающуюся переднюю аорту.

Наконец у *Asarina* мы встречаем крайние стадии упрощения кровеносной системы. У части клещей имеется короткое мешковидное сердце с парой боковых остий и с очень слабо развитой передней аортой. У значительного числа *Asarina* кровеносная система целиком отсутствует.

Итак у наиболее древних *Arachnoidea* мы имеем хорошо развитую кровеносную систему метамерного типа, напоминающую *Xiphosura* и высших раков (*Stomatopoda*, *Isopoda*). У большинства паукообразных происходит укорачивание сердца (которое здесь представляет признак регресса) и упрощение сети сосудов. У *Solpugidea* эти изменения связаны с прогрессивным развитием трахейной системы, у *Pseudoscorpionidea* и *Asarina* с уменьшением размеров животного.

Класс первичнотрахейных (Protracheata)

Protracheata обладают длинным, напоминающим сосуд сердцем, которое тянется над кишкой от первого и вплоть до предпоследнего туловищного сегмента. Сердце залегает в перикардальном синусе. Оно снабжено многочисленными метамерными боковыми остиями, а на переднем конце имеет выходное отверстие. Периферических сосудов нет.

Класс многоножек (Myriapoda)

Наиболее сложное строение кровеносной системы обнаруживают *Chilopoda* (рис. 274, B). Сердце их — длинная трубка, тянущаяся от I до предпоследнего сегмента туловища. Количество камер и пар остий зависит от числа сегментов. Так, у *Scolopendra* — двадцать одна пара остий, у *Scutigera* (рис. 275) — тринадцать пар. Сердце продолжается в переднюю и заднюю аорты, а кроме того дает на уровне каждой пары остий пару боковых сосудов. От передней аорты отходит комиссуральная дуга к мощному супраневральному сосуду, который через посредство многочисленных боковых сосудиков снабжает ножки и т. д. На протяжении передней аорты имеется особый накачивательный аппарат в виде парного слепого выпячивания ее, снабженного мускулистыми стенками.

Гораздо большую простоту устройства мы наблюдаем у *Lithobius*, где сердце, состоящее из пятнадцати камер, не имеет ни боковых сосудов, ни комиссуральной дуги (хотя супраневральная артерия и сохраняется).

У *Diplopoda* строение системы приблизительно такое же, как у *Scolopendra*, но сердце сзади замкнуто слепо.

У *Paucipoda* и *Symphyla* кровеносной системы нет вовсе.

Кровь течет в сердце многоножек сзади вперед, причем в таком же порядке сокращаются и камеры сердца. У *Geophilidae* сердце дает

восемнадцать ударов в минуту, у более подвижного *Lithobius* — до восьмидесяти.

Класс насекомых (Insecta)

Полость тела насекомых в типичных случаях поделена двумя горизонтальными перегородками на три яруса: верхний, или перикардиальный, синус, средний, или периинтестинальный, и нижний, или периневральный. В перикардиальном синусе помещается сердце.

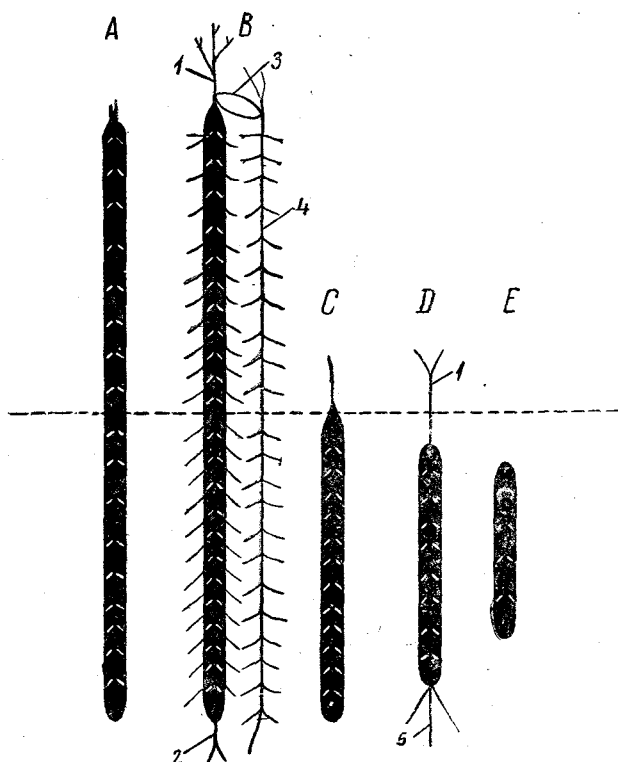


Рис. 274. Схемы кровеносной системы Tracheata. A — Protracheata; B — Chilopoda; C — *Blatta*; D — *Ephemeridae*; E — *Musca*.

1 — передняя аорта; 2 — задняя аорта; 3 — номиссуральная дуга; 4 — супраневральная артерия; 5 — три задних сосуда, отходящих от сердца у *Ephemeridae*. (Оригинал.)

Сердце (рис. 276) имеет вид тонкостенной трубки, сзади обычно слепо замкнутой и прикрепленной к спинной перегородке и к гиподерме при помощи эластических волокон. Гистологическое строение сердца таково же, как у раков: оно состоит из двух рядов клеток, сходящихся по спинному и брюшному шву (рис. 278, A).

Сердце делится парными клапанами на ряд камер, а в клапанных складках помещаются остии. Максимальное число остий, тринадцать пар, имеют *Blattidae*, у большинства *Pterygota* имеется восемь пар остий, нередко (мухи, *Nepa*, *Apis*) число остий уменьшается до четырех пар, а у молодых личинок *Cloeon* и *Agrion* — до одной пары. Однако в таких случаях можно заметить слепо замкнутые остатки передних пар остий, так что малое число их есть черта вторичная.

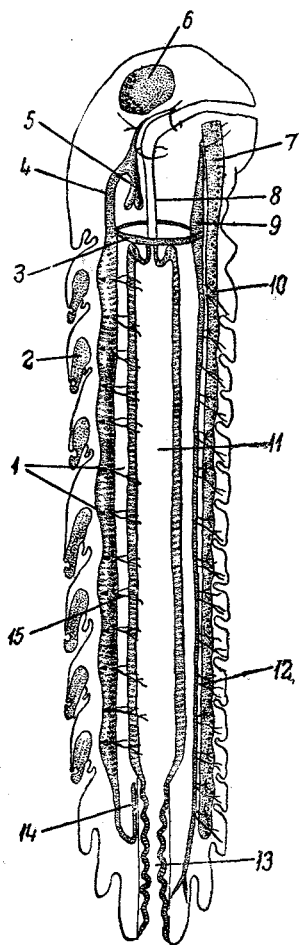


Рис. 275. Схематический сагиттальный разрез *Scutigera*.

1 — остии сердца; 2 — веерные трахеи; 3 — дуга аорты; 4 — головная аорта; 5 — накапливающий аппарат; 6 — головной мозг; 7 — брюшная нервная цепочка; 8 — пищевод; 9 — брюшной сосуд; 10 и 12 — разветвления брюшного сосуда; 11 — средняя кишка; 13 — задняя кишка; 14 — артерия задней кишки; 15 — боковые артерии сердца (по Гербсту).

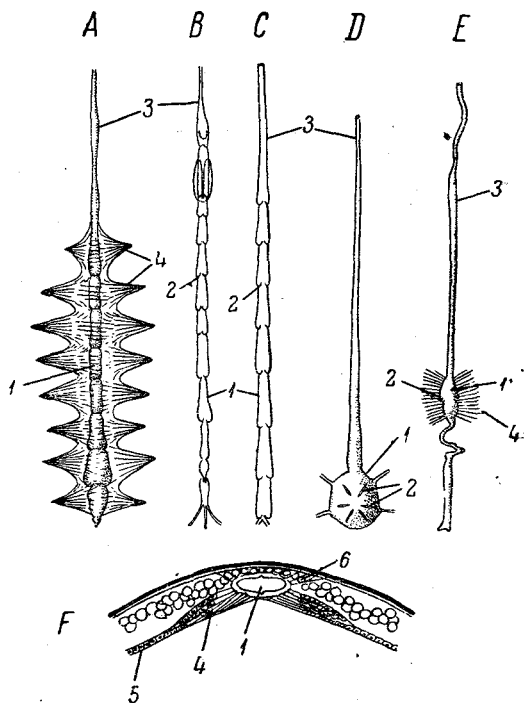


Рис. 276. Сердце насекомых. A — *Dytiscus*; B — *Cloëon* (личинка); C — *Agrion* (личинка); D — *Naematorpinus*; E — *Ptychoptera* (личинка); F — поперечный разрез через сердце пчелы.

1 — сердце; 2 — остии; 3 — аорта; 4 — крыловидные мышцы; 5 — диафрагма; 6 — перикардальные клетки (из Вебера).

Передний конец сердца довольно незаметно переходит в головную аорту, которая, достигнув окологлоточного нервного кольца,

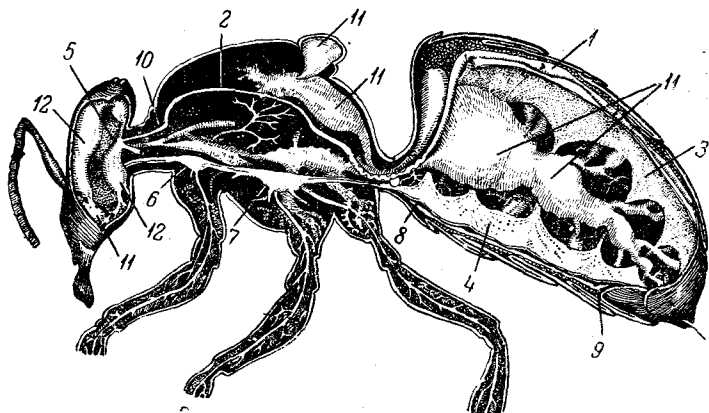


Рис. 277. Нервная, кровеносная и трахейная системы рабочей пчелы в сагиттальном разрезе.

1 — сердце с остиями; 2 — аорта; 3 — спинная диафрагма; 4 — брюшная диафрагма; 5 — оптические ганглии; 6—7 — грудные ганглии; 8—9 — ганглии брюшка; 10 — трахея; 11 — воздушные мешки; 12 — надглоточный и подглоточный ганглии (по Снодграссу).

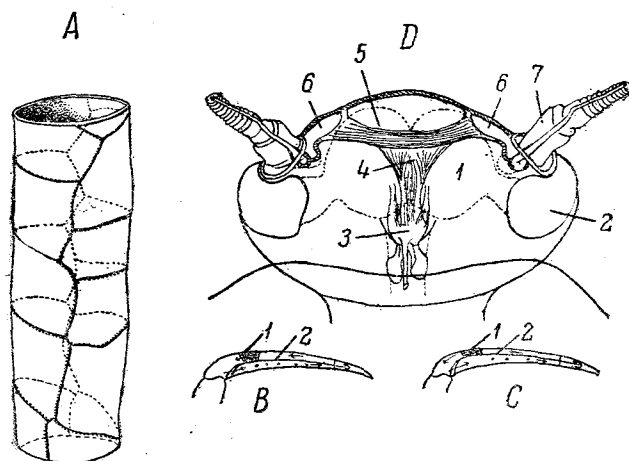


Рис. 278. А — кусок сердца личинки стрекозы (*Aeschna*), состоящего из двух рядов клеток, которые отграничены друг от друга продольными и поперечными швами; В и С — пропульсаторный аппарат в ноге личинки *Ranatra* в разных стадиях сокращения.

1 — мышцы, перемещающие диафрагму (2), которая изменяет диаметр обоих продольных каналов ноги; стрелка указывает направление тока крови.

Д — голова *Blatta orientalis* с дополнительными пульсирующими аппаратами.

1 — мозг; 2 — фасеточный глаз; 3 — раздвоенный передний конец аорты; 4 и 5 — мышцы, заведующие сокращением дополнительных пропульсаторных пузырьков (6); 7 — семяник (из Вебера).

заканчивается открытым воронкообразным расширением (*Blatta*, *Bacillus*) или делится на две короткие ветви (*Melolontha*). У некоторых форм (*Apis*) аорта не прямолинейна, но извилиста (рис. 277).

Изредка сердце бывает сзади незамкнуто. Иногда это зависит от смещения последней пары остий на самый конец сердца (личинки *Agrion*, рис. 276 C); тогда эти отверстия служат, подобно прочим остиям, для всасывания крови. Однако у личинок *Ephemera* (рис. 276, B) задний конец сердца продолжается в три сосуда, идущие к хвостовым нитям; здесь ток крови извращен и она идет из сердца назад в сосуды.

Вспомогательные пропульсаторные аппараты имеются у *Hemiptera* в сосудах ног (рис. 278 B, C). У них имеется особый мускул, одним концом прикрепляющийся к гиподерме ноги, другим — к ее

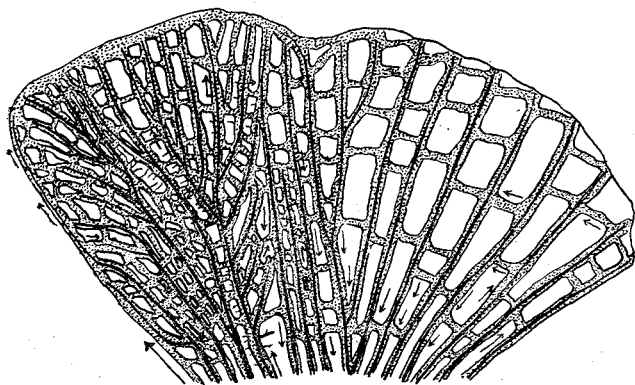


Рис. 279. Кровеносные лакуны в переднем и заднем крыле насекомого (из Винтерштейна).

продольной перегородке (стр. 468 о раках). Сокращения мускула колеблют перепонку и способствуют продвижению крови внутри ноги. Эти аппараты действуют в ином ритме, чем сердце. Так, *Behn* у *Notonecta* насчитал 100—150 пульсаций ножной мышцы в минуту, в то время как сердце давало 40 ударов в минуту. В отрезанных ногах эти аппараты бьются еще долго (у *Ranatra* свыше 20 часов). У *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Odonata* в средне- и заднегруди имеются парные пузырьковидные расширения — ампулы, связанные с аортой и накачивающие кровь в кровеносные пространства крыльев (рис. 279) и надкрылий. Наконец иногда подобного рода ампулы имеются в голове (*Orthoptera*, *Lepidoptera*) и накачивают кровь в антенны (рис. 278 D).

Сердце сокращается от заднего к переднему концу и гонит кровь в голову, а далее она по брюшной стороне тела движется назад. Частота сокращений сердца варьирует в зависимости от вида насекомого (от 16 до 80 в минуту), а также в связи с температурой, движением и т. д. У личинок ручейников сердце при 11° дает 18 ударов

в минуту, а при 31° — 76° . При быстром движении частота биений у пчелы *Anthophora* достигает 140 в минуту. Вес крови может достигать (*Blatta*) 20% веса всего тела. Кровь часто бывает окрашена в зеленоватый, желтоватый, оранжевый цвета, причем иногда половой диморфизм отражается на цвете крови, иначе окрашенной у самца, чем у самки. В крови содержатся многочисленные и разнообразные амебоциты.

Класс насекомых чрезвычайно ярко иллюстрирует явление отрицательной корреляции между двумя системами органов, в данном случае между дыхательной и кровеносной. Для нас была бы совершенно непонятна крайняя простота устройства кровеносной системы у насекомых, этих наиболее сложно дифференцированных членистоногих, если бы мы не знали о необычайной сложности их трахейной системы, которая устраняет необходимость в сильном развитии сосудов и в правильной циркуляции крови: кислород, необходимый органам, доставляется трахеями прямо на места потребления. Отсюда ведет начало упрощение кровеносной системы Insecta, выражающееся в утрате всех сосудов, кроме головной аорты.

ТИП МОЛЛЮСКОВ

Моллюски обладают незамкнутой кровеносной системой, которая лишь у Cephalopoda становится почти замкнутой. Кровеносная система моллюсков устроена сложнее, чем у кого-либо из других беспозвоночных. У них имеется более явственно, чем у Arthropoda, обособленное сердце, и притом резко дифференцированное на предсердия и желудочек, чего нет больше нигде у беспозвоночных. Однако круг кровообращения простой, как у низших Vertebrata (рыбы). В отличие от последних, сердце Mollusca является не венозным, а, наоборот, целиком артериальным.

Сердце находится в особом участке вторичной полости тела — перикардии, и лежит, как правило, над кишечником. Отсутствие сердца принадлежит к редким исключениям — *Rhodope* (Gastropoda Opisthobranchia).

Обычно сердце билатерально симметрично и состоит из медианного мускулистого желудочка и двух (редко четырех) лежащих по бокам от него предсердий. Только у асимметричных Gastropoda асимметрия отражается и на сердце, теряющем одно из предсердий.

Наиболее типичным следует считать отхождение от желудочка сердца только одного артериального ствола — *передней аорты*. Так дело обстоит у Amphineura, у Gastropoda и у наиболее примитивных из Cephalopoda (*Nautilus*). У Lamellibranchia и Cephalopoda к передней аорте присоединяется более слабая задняя, отходящая от задней оконечности сердца.

Кровь поступает в предсердия сердца по уносящим сосудам органов дыхания (жабры, легкое). Иногда (Cephalopoda) кроме сердца имеются дополнительные пульсирующие органы.

Класс боконервных (Amphineura)

Сердце состоит из медианного длинного, замкнутого сзади желудочка и двух предсердий (рис. 280). Предсердия сообщаются с желудочком двумя или более парами боковых отверстий, а также друг с другом позади желудочка. От переднего конца желудочка отходит передняя аорта, посылающая ветви к гонаде и другим внутренностям; под второй раковиной пластинкой аорта изливается в головной синус, омывающий нервное кольцо и ограниченный по направлению кзади особой диафрагмой. От синуса отходит назад внутренностная артерия (*arteria visceralis*) к печени, желудку и кишке. Остальная часть кровеносной системы носит лакунарный характер. Уносящие сосудики всех жабер впадают в два общих уносящих сосуда, которые несколькими отверстиями с каждой стороны сообщаются с предсердиями. Такова кровеносная система Placophora. У Solenogastres она более или менее упрощена.

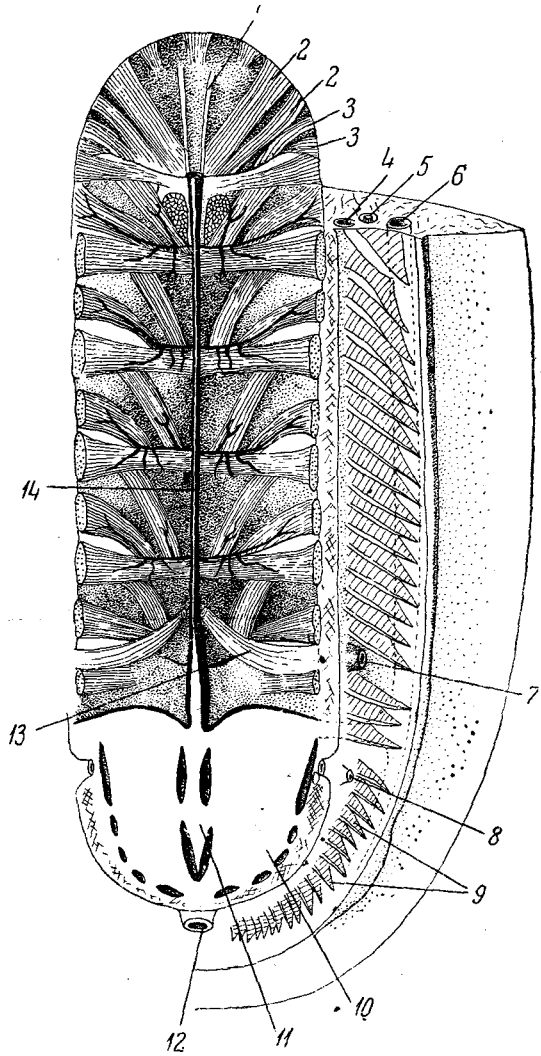


Рис. 280. *Acanthopleura echinata* (Placophora), схема организации правой половины тела для показания кровеносной системы и жабер.

1 — прямые мышцы; 2 — косые мышцы; 3 — поперечные мышцы; 4 — приносящий жаберный сосуд; 5 — плевровисцеральный нервный ствол; 6 — уносящий жаберный сосуд; 7 — половое отверстие; 8 — мочевое отверстие; 9 — жабры; 10 — предсердие; 11 — желудочек сердца; 12 — порошица; 13 — яйцевод; 14 — аорта (по П л а т е).

Класс брюхоногих (Gastropoda)

У брюхоногих положение и устройство сердца наиболее разнообразны.

Сердце является медианным и симметричным только у *Pleurotomaria* и *Fissurellidae*. При этом у всех *Diotocardia* *Rhipidoglossa*

лежит не над кишечником, но на одном уровне с ним, вследствие чего желудочек его пронизывается задней кишкой. Об этой особенности будет сказано еще дальше (стр. 487).

У *Azygobranchia* (рис. 281) правое (т. е. первично левое) предсердие, соответственно с редукцией правого ктенидия, постепенно замыкается и, наконец, атрофируется у *Docoglossa*, а у *Monotocardia*

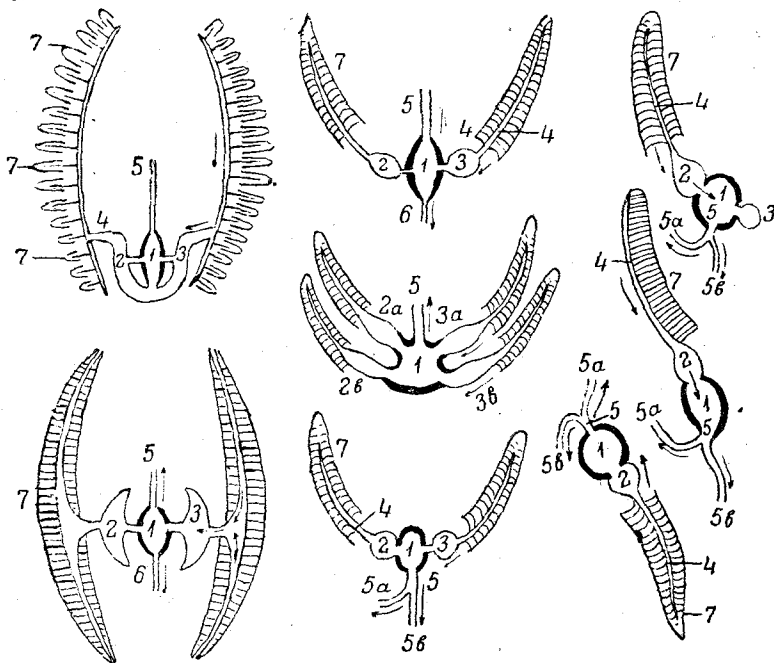


Рис. 281. Схемы взаимоотношений между ктенидиями, сердцем и аортой у разных моллюсков. Первый вертикальный ряд: сверху — *Chiton*; снизу — *Lamellibranchia*; второй ряд: сверху — *Cephalopoda Dibranchiata*; посередине — *Cephalopoda Tetrabranchiata*; снизу — *Prosobranchia Diotocardia*; третий ряд: сверху — *Pr. Diot. Azygobranchia*; посередине — *Prosobranchia Monotocardia*; снизу — *Opisthobranchia Tectibranchia*.

1 — желудочек сердца; 2, 2a, 2b, 3, 3a, 3b — предсердия сердца; 4 — уносящий жаберный сосуд; 5 — аорта; 5a — головная аорта; 5b — внутренностная аорта; 6 — задняя аорта; 7 — ктенидии (из Ланга).

(рис. 281) и всех прочих *Gastropoda* исчезает. Вместе с тем — происходит смещение сердца, которое ложится слева от кишки, будучи обращено предсердием вперед, а желудочком назад. Так же обстоит дело и у громадного большинства *Pulmonata*. Обыкновенно сердце приближено к переднему краю туловища, но оно отставлено назад у части *Heteropoda* (*Pterotrachea* и др.) и у немногих *Pulmonata* (*Testacella*, *Oncidium*), у которых легкое смещено к заднему концу тела. У таких *Pulmonata* предсердие располагается, однако, позади желудочка. У *Opisthobranchia* (рис. 281), где ктений

обращен назад, заднее положение предсердия является (кроме *Actaeon*, *Clio*, *Limacina*) общераспространенным.

От сердца берет начало одна передняя аорта (рис. 282), которая потом раздваивается на головную (a. cephalica) и внутренностную (a. visceralis) аорты. У тех *Pulmonata*, где легкое отодвинуто к заднему концу туловища, внутренностная артерия развита значительно слабее головной.

Венозная система варьирует несколько более артериальной. Венозная кровь из тканей собирается в большой венозный синус, окружающий кишку и гонады. Отсюда кровь направляется к сердцу

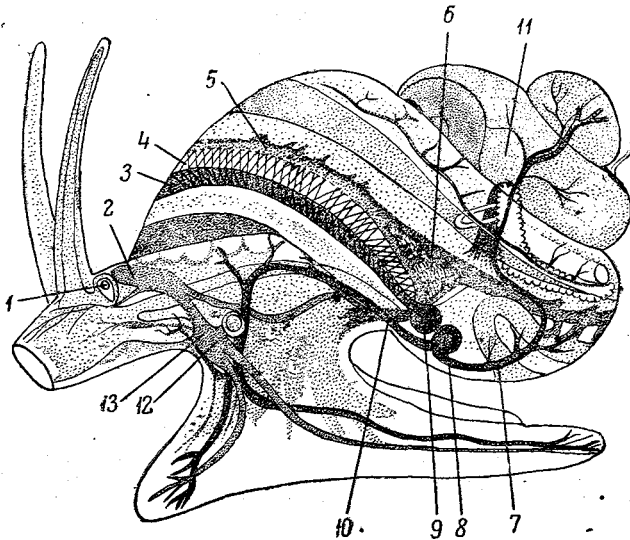


Рис. 282. Кровеносная система *Paludina vivipara*.

1 — глаз; 2 — церебральный узел; 3 — уносящий жаберный сосуд; 4 — жабра; 5 — приносящий жаберный сосуд; 6 — почка; 7 — внутренностная аорта; 8 — желудочек сердца; 9 — предсердие; 10 — головная аорта; 11 — венозные синусы тела; 12 — статист; 13 — pedalный узел (из Ланга).

по трем путям: через приносящий сосуд в жабру (или легкое), через почку (где кровь освобождается от экскретов) опять-таки в жабру и, наконец, часть крови прямо течет в предсердие. Венозные пути меняются в зависимости от изменений органов дыхания. У *Dosoglossa* утрачиваются ктении и в связи с этим вместо уносящего жаберного сосуда развивается краевая мантийная вена, кровь из которой по многочисленным мелким сосудам поступает в предсердие. У *Pulmonata* (рис. 283) кровь из больших синусов поступает в кольцевой синус, окаймляющий легкое, и оттуда в стенки легкого: окисленная кровь собирается в легочную вену, впадающую в предсердие. У *Dorididae*, лишенных ктений, но приобретших венчик адаптивных жабер вокруг порошницы, соответственно с этим разви-

вается циркуманальный кольцевой сосуд, в который поступает кровь из жабер.

Частота биений сердца варьирует у разных групп *Gastropoda*, а также в зависимости от температуры. В большинстве случаев при температурах около 20° указывается 20—40 ударов в минуту. Биение сердца у зимующих *Helix* при $+1^{\circ}$ происходит один раз в 2 минуты, при $+5^{\circ}$ — четыре раза в минуту, при 15° — семнадцать раз в минуту, при 25° — тридцать раз в минуту, при 30° — пятьдесят четыре раза в минуту.

У летних, т. е. активных *Helix* биение сердца при 17° происходит тридцать шесть раз в минуту, при 25° — пятьдесят два, при 30° — шестьдесят семь, при 35° — восемьдесят два.

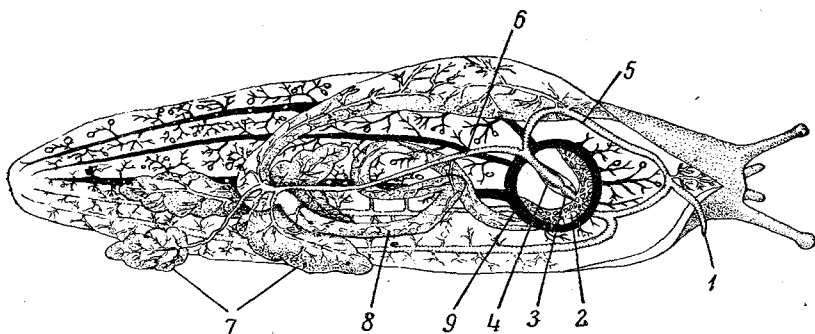


Рис. 283. Кровеносная система *Limax*.

1 — половая артерия (обрезана); 2 — дыхательное отверстие; 3 — предсердие; 4 — желудочек сердца; 5 — головная аорта; 6 — внутренностная аорта; 7 — печень; 8 — кишечник; 9 — кольцевой венозный синус легочной полости (из Ланга).

Наибольшую частоту биений — при $34\text{--}37^{\circ}$ — до ста шестидесяти — ста восьмидесяти раз в минуту — наблюдал Кнолл у *Pterotrachea*.

Класс пластинчатожаберных (*Lamellibranchia*)

Сердце состоит из желудочка и двух боковых предсердий и лежит на спинной стороне тела. Желудочек обладает мощными мышечными стенками, тогда как предсердия очень тонкостенны, прозрачны и имеют чаще всего вид двух треугольников, вершиной своей открывающихся в желудочек. Широким своим основанием предсердия сообщаются с уносящей жаберной веной. Впрочем у некоторых примитивных пластинчатожаберных (*Nucula* и др., рис. 284) предсердие сообщается только с передним концом уносящего сосуда, т. е. на небольшом протяжении, как и у прочих *Mollusca*. Оба предсердия развиты одинаково даже у асимметричных, прикрепленных одной стороной форм. Исключение представляет собой прикрепленная *Anomia*, у которой одно из предсердий значительно меньше другого.

Оригинальной особенностью Pectinidae и Mytilidae является слияние обоих предсердий позади желудочка; однако сообщение их с желудочком сохраняет парный характер (рис. 285).

Желудочек имеет вид цельного простого мешка, и только у *Nucula* и *Arca* он несколько перетянут в поперечном направлении на два отдела.

У громадного большинства пластинчатожаберных желудочек сердца пронизан проходящей через него задней кишкой — это их характерная черта. Однако у некоторых, в том числе примитивных форм (*Nucula*, *Anomia*), сердце лежит над кишкой, а у *Malleus*, *Meleagrina*, *Ostrea*, *Teredo* сердце располагается вентрально от кишки. Интересно, что вентральное положение сердца имеет у нескольких неродственных друг другу форм — оно возникает конвергентно, в зависимости от смещения жаберы из первоначального ее положения. Постепенный переход к вентральному положению сердца показывают *Pinna* и *Avicula*. У *Pinna* задняя кишка проходит через спинной отдел желудочка сердца, а у *Avicula* сердце сместилось уже под кишку, но последняя еще задевает стенку желудочка. Возникновение своеобразных отношений между сердцем и кишкой становится понятным на основании истории развития пластинчатожаберных. Сердце закладывается у зародыша в виде двух латерально расположенных зачатков, которые потом сближаются по направлению к медианной линии и сливаются воедино. Из каждого зачатка образуется одно предсердие и половина желудочка. При формировании дефинитивного сердца теоретически возможны три случая, которые и воплощаются у пластинчатожаберных. Сближаясь друг с другом на одном уровне с кишечником, оба зачатка сердца встречаются на своем пути заднюю кишку. Они охватывают кишку сверху и снизу, сливаясь над и под нею. Результатом этого и является столь широко распространенное у Lamellibranchia кажущееся про-

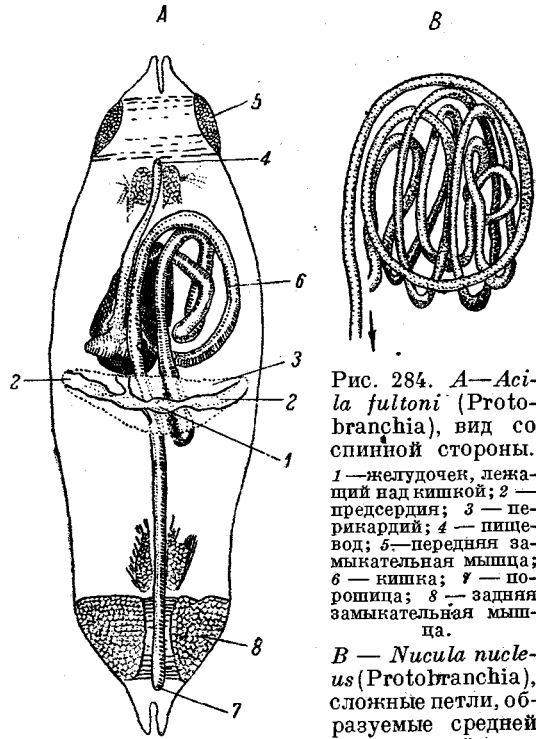


Рис. 284. А — *Acicula fultoni* (Protobranchia), вид со спинной стороны.

1 — желудочек, лежащий над кишкой; 2 — предсердия; 3 — перикардий; 4 — пищевод; 5 — передняя замыкательная мышца; 6 — кишка; 7 — порошица; 8 — задняя замыкательная мышца.

В — *Nucula nucleus* (Protobranchia), сложные петли, образуемые средней кишкой.

низывание желудочка задней кишкой. Если зачатки лежат выше уровня кишки, то их слияние произойдет над кишкой, как у всех прочих моллюсков; если, наоборот, зачатки лежат ниже уровня кишки, то при слиянии их получится вентральное сердце. В обоих этих случаях пронизывание кишкой сердца не будет иметь места.

Четвертый тип положения сердца получится в том случае, если зачатки сердца не сольются вообще, и сердце приобретет парный характер. Такие отношения в действительности встречаются у некоторых пластинчатожаберных, а именно у *Arca*. Здесь имеется два отдельных желудочка, каждый с одним предсердием. Однако посылаемые каждым желудочком вперед и назад артериальные стволы сливаются на некотором расстоянии от сердца в одну переднюю и одну заднюю аорты. Как видно из описания, полость желудочка, несмотря на пронизывание его кишкой, вполне замкнута, и кровь отделена от кишки повсюду стенкой сердца.

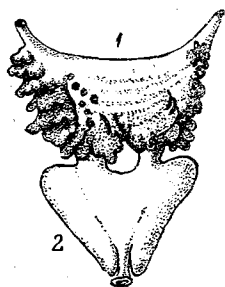


Рис. 285. Сердце *Pecten maximus* после инъекции аммиачного кармина. 1 — предсердие с сильно окрашенными карминами перикардиальными железами; 2 — желудочек (по Кено).

У очень немногих пластинчатожаберных (*Mytilidae*, *Anomiidae*) желудочек посылает от себя лишь один артериальный ствол — переднюю аорту. У всех прочих имеется, кроме того, задняя аорта. Передняя идет над кишкой, задняя — под ней. Нередко задняя аорта, еще не выходя из перикардия, образует мускулистое расширение, или луковичу (*bulbus arteriosus*). Сокращений луковичи наблюдать не удается; быть может она вступает в действие при вытягивании сифонов. При переходе желудочка в аорты имеются клапанообразные приспособления. Обе аорты распадаются на богатую сеть разветвлений, которыми питаются отдельные органы животного. Венозная кровь из органов по системе лакун собирается в большой

субперикардиальный синус, лежащий непосредственно под перикардием. Отсюда кровь, отчасти прямо, отчасти фильтруясь через сосудистую систему стенок почки, попадает в приносящий жаберный сосуд, окисляется в жабрах и поступает в уносящий жаберный сосуд. Оба сосуда вытянуты параллельно основанию пластинчатых жабер. Уносящие сосуды находятся в широком сообщении с предсердиями. Артериальная кровь течет, главным образом, по сосудам с собственными стенками, венозная система имеет лакунарный характер.

Частота биения сердца не велика. У *Anodonta* при комнатной температуре наблюдались 3—6 ударов в минуту, у *Mytilus* — 10—15. У *Ostrea* частота биений у взрослых особей равна 20 в минуту; интересно, что у молодых устриц сердце сокращается гораздо чаще, до 100 раз в минуту.

Класс лопатоногих (*Scaphopoda*)

У *Scaphopoda* кровеносная система чрезвычайно упрощена. Сердце не дифференцировано на отделы. Кровь входит в него через

заднее отверстие, а через переднее выталкивается в лакунарные пространства тела.

Класс головоногих (Cephalopoda)

Среди Cephalopoda большинство (Dibranchiata) совпадают по строению сердца с другими моллюсками: сердце состоит из желудочка и двух предсердий. Однако единственный сохранившийся в настоящее время представитель отряда Tetrabranchiata, *Nautilus* (рис. 281) обладает, в отличие от всех прочих моллюсков, двумя парами предсердий. Желудочек имеет несколько ассимметричное строение. Предсердия сравнительно слабо отграничены от уносящих жаберных сосудов, которые доставляют к ним кровь. Кровеносная система головоногих почти замкнута, ибо у них хорошо развиты не только артериальные, но и венозные сосуды. В коже и в мышцах капилляры артерий непосредственно переходят в таковые вен; в других местах между артериями и венами вставляется система лакунарных пространств. Желудочек посылает от себя две аорты (рис. 286)—головную (a. cephalica) и внутренно-

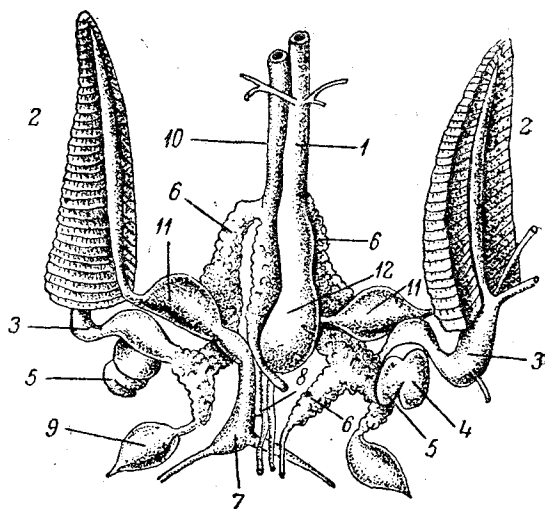


Рис. 286. Кровеносная система и жабры *Sepia officinalis*.

1 — головная аорта; 2 — ктенидии; 3 — приносящие жаберные сосуды; 4 — жаберные сердца; 5 — придатки жаберных сердец (перикардальные железы); 6 — венозные придатки нефридиев; 7 — внутренностная аорта; 8 — брюшная вена; 9 — боковые вены; 10 — головная вена; 11 — предсердия; 12 — желудочек сердца (из Л а н г а).

От этого правила, однако, имеется ряд отступлений. Так, у *Octopoda* и *Myopsida* половая артерия берет начало прямо от желудочка, а у *Nautilus* непосредственно от желудочка отходит еще большее количество артерий. Головная аорта в голове дихотомирует и дает ветки к щупальцам. Внутренностная аорта снабжает кровью часть кишки, плавники и гонады (кроме *Octopoda*).

Венозная система в голове начинается венами рук, изливающимися в головной кольцевой синус, окружающий рот. От него берет начало крупная головная вена. Достигнув желудка, она распадается на две полые вены, которые у основания жабер образуют мускулистые расширения, венозные сердца; они отсутствуют только у *Nautilus*. Из задней части тела кровь собирается в одну непар-

ную и две парные брюшные вены. Непарная вена впадает в главную вену, парные — в две полные вены. Все эти три вены обладают полыми складками и выростами, венозными придатками. Придатки глубоко внедряются в стенки почек, чем обеспечивается освобождение крови от накапливающихся в ней экскретов. Сокращения венозных сердец накачивают кровь в приносящие жаберные сосуды; в капиллярной системе жабер кровь окисляется и затем по уносящим жаберным сосудам поступает в жабры. В отличие от прочих моллюсков, у головоногих вся кровь проходит через жабры, так что сердце является чисто артериальным. Головоногие очень богаты кровью, количество которой относительно более велико, чем у позвоночных.

Кровь моллюсков. В крови моллюсков имеются амебоидные клетки. В жидкости крови имеются в различном количестве белковые вещества — от 0,1% у некоторых *Gastropoda* до 10% у *Cephalopoda*. Гемоглобин сравнительно мало распространен в крови моллюсков и имеется у некоторых *Solenogastres*, у *Planorbis*, у многих пластинчатожаберных (*Tellina planata*, *Pectunculus*, *Solen legumen*); у *Solenogastres* кровь желто-красного цвета и содержит пигмент либо в плазме, либо в особых клетках (*Neomeniidae*); у пластинчатожаберных красный пигмент тоже содержится в особых клетках.

Гораздо чаще в крови имеется гемоцианин, содержащий в себе медь (*Cephalopoda*, *Lamellibranchia*, *Helix* и др.). Гемоцианин находится в жидкости крови, которая на воздухе от присутствия его синее. На 100 см³ крови приходится до 20—24 мг меди.

По новейшим данным у некоторых моллюсков (*Pinna*) в крови содержится значительное количество цинка.

Общее о моллюсках

Кровеносная система моллюсков дает довольно монолитную картину. Следует отметить, что наименее варьирует строение желудочка, тогда как предсердия варьируют как в числе, так и в положении. Второй существенный пункт — сильная централизация артериальной системы, сказывающаяся в том, что обычно от сердца отходит одна или, максимально, две артерии (передняя и задняя аорты). Между тем у *Arthropoda* нередко сердце посылает непосредственно от себя целую серию сосудов, частью метамерного происхождения. Интересно, что среди моллюсков наименее централизована артериальная система *Cephalopoda* *Tetrabranchiata*, где от сердца отходит до трех и более сосудов. В этом отношении *Cephalopoda*, несмотря на общую сложность своего строения, обнаруживают некоторую примитивную черту. Наличие четырех предсердий у *Tetrabranchiata* есть, повидимому, тоже признак очень древнего происхождения. В других смыслах, однако (дифференцировка венозных сердец, венозных придатков, почти полная замкнутость системы), *Cephalopoda* занимают среди моллюсков наиболее высокое положение. Несомненное вторичное упрощение испытала кровеносная система *Scaphopoda*.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (Echinodermata)

Вопрос о кровеносной системе у иглокожих в достаточной степени запутан вследствие того, что в теле их переплетаются между собой несколько систем полостей. Эти полости нередко имеют сходное строение стенок, весьма неправильное расположение и т. д.

Чаще всего в теле иглокожих можно наметить следующие системы полостей:

1. Целом энтероцельного происхождения, содержащий в изобилии водянистую жидкость, отличающуюся от морской воды лишь ничтожной примесью белка. В жидкости целома заключается очень большое количество чрезвычайно разнохарактерных амебоцитов, играющих различную, но в значительной степени экскреторную роль.

2. Псевдогемальная система полостей, состоящая отчасти из мелких, заполненных жидкостью пространств, отчасти из более крупных пустот и каналов. Жидкость этой системы отличается от целомической только большим содержанием белка и не имеет правильной циркуляции. Несмотря на то, что во многих частях псевдогемальной системы не удается обнаружить собственных стенок, Mc Bride (1896) у *Asterina* показал, что во время развития эта система отщепляется от целома и, следовательно, подобно ему, имеет энтероцельное происхождение. Delage и Hérouard (1903) называют псевдогемальную систему системой синусов (*système sinuaire*).

3. Лакунарная система полостей, возникающих в виде щелочек в мезенхиме. Она развита, главным образом, в стенках пищеварительного канала в виде сети лакун, которая часто сливается в два продольные канала. Это *système lacunaire*, по терминологии Delage и Hérouard.

Проводя сравнение с другими типами животных, мы видим, что псевдогемальная система совершенно не отвечает настоящей кровеносной системе, так как происходит из целома, а не из первичной полости тела. Больше отвечает общему понятию о кровеносной системе лакунарная система, но и та не дает нам типичной картины вследствие отсутствия правильной циркуляции в ней. Лакунарная система стоит на весьма низкой ступени устройства сосудистого аппарата. Мы уже видели у пиявок, что целом может иногда заменять первоначальную настоящую кровеносную систему. Вот почему мы в дальнейшем и собираемся дать параллельный обзор как псевдогемальной, так и лакунарной системы у различных иглокожих.

Особенно ясно выражены обе системы одновременно у голотурий.

Класс голотурий (Holothurioidea)

Псевдогемальная система голотурий развита сравнительно слабее лакунарной. Она состоит из околоротового кольцевого канала, вставленного между нервным и амбулакральным кольцами, и из

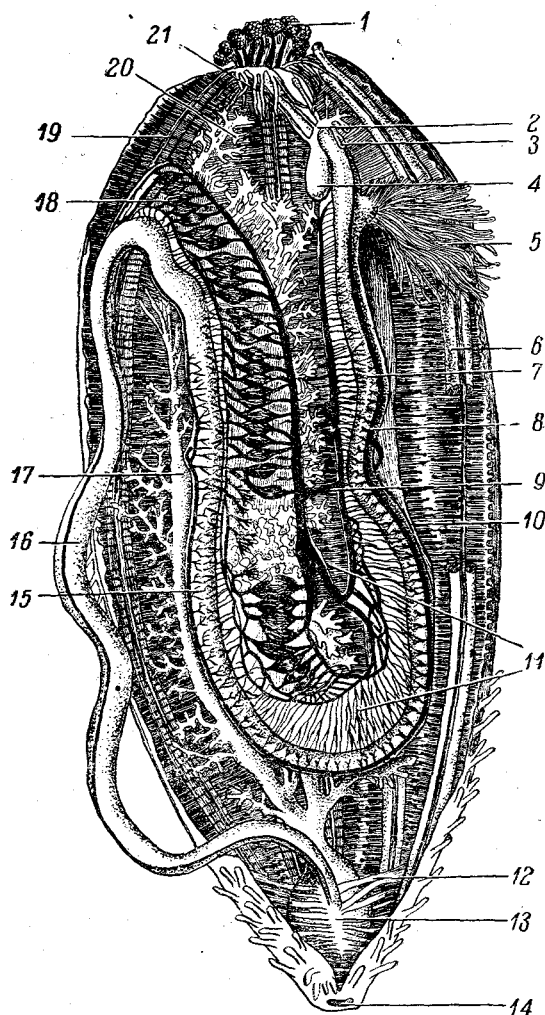


Рис. 287. Организация *Holothuria tubulosa*.

1 — ротовые щупальца; 2 — каменные каналы; 3 — амбулакральное кольцо; 4 — полые пузыри; 5 — гонада; 6 — продольные мышцы; 7 — нисходящее колено кишки; 8 — брюшной кишечный сосуд; 9 — радиальный амбулакральный канал; 10 — кровеносный анастомоз; 11 — спинной кишечный сосуд; 12 — тяжи, соединяющие клоаку со стенкой тела; 13 — клоака; 14 — отверстие клоаки; 15 — восходящее колено кишки; 16 — второе нисходящее колено кишки; 17 — правое легкое; 18 — чудесная сеть; 19 — радиальный амбулакральный канал; 20 — левое легкое; 21 — ампулы щупалец (по Лангу).

пяти радиальных каналов, идущих под радиальными нервами до заднего конца тела. От радиальных каналов отходят побочные каналы к каждой ножке. Стенки псевдогемальной системы выстланы плоским эпителием.

Лакунарная система образует тоже околоротовое кольцо, но только более глубоко расположенное. Оно дает от себя пять радиальных лакун, лежащих между радиальными псевдогемальными и амбулакральными каналами. Кроме того частью от кольца, частью от радиальных лакун отходит сложная система ветвей к околоротовым щупальцам, к ножкам и к гонаде.

Однако главными путями лакунарной системы являются два кишечных сосуда, сопровождающих кишечный канал вплоть до задней кишки (рис. 287). Один из этих сосудов следует по той стороне кишечника, где последний подвешен к стенке тела посредством мезентерия, а так как в начале кишки мезентерий залегает дорзально, то и этот сосуд принимает характер *спинного*. Другой сосуд можно назвать *брюшным*, или

антимезентерпальным. Оба сосуда сообщаются между собой оплетающей кишечник лакунарной сетью, от которой филогенетически

они, очевидно, и обособились. Спинной сосуд богаче побочными ответвлениями, чем брюшной. Так, иногда сосуды к половой железе отходят от него, а не от околоротового кольца. Кроме того от него же на известных расстояниях друг от друга идут сосуды в мезентерий. Брюшной сосуд первого нисходящего колена кишки образует с продолжением своим на восходящем колене кишки простую или множественную анастомозу. Такая же связь устанавливается в обоих коленах кишки между двумя участками спинного сосуда, только тут анастомозы большей частью получают более сложное строение (см. далее о *rete mirabile*). Лакунарная система вообще имеет тенденцию к образованию сплетений, так что и околоротовое кольцо имеет нередко характер кольцевого сплетения.

Лакунарная система не имеет собственной эпителиальной выстилки. Интересно, что у довольно многих голотурий в стенках лакун известковые тельца залегают иногда в таких количествах, что, например, у *Deima* стенки становятся ломкими.

Радиальные лакуны значительно тоньше радиальных псевдогемальных каналов, так что были открыты позже их и не у всех голотурий, хотя, вероятно, имеются у громадного большинства их (рис. 288). Они, повидимому, действительно отсутствуют у *Apoda* в связи с редукцией у них прочих частей радиального комплекса.

Брюшной сосуд кишки развит в общем сильнее спинного. Он либо непосредственно прилегает к стенке кишки, либо отстоит от нее, но тогда связан с кишечником при помощи многих поперечных ветвей. Последние могут, в свою очередь, складываться на поверхности кишечника в продольный сосуд, а тогда получают два параллель-

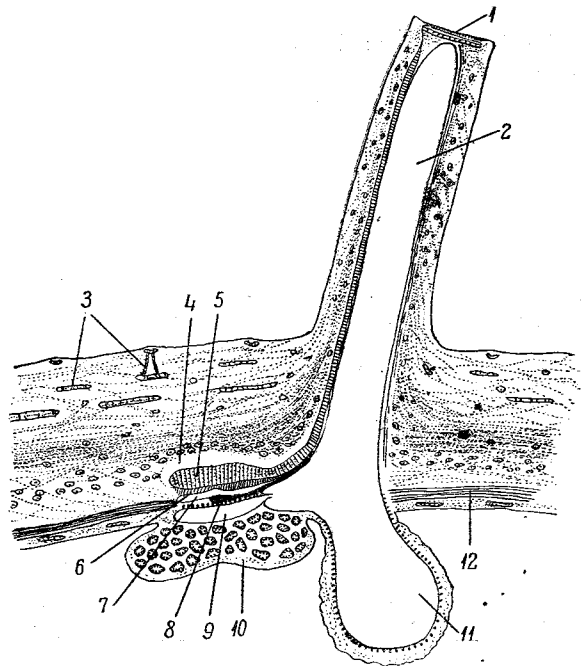


Рис. 288. Поперечный разрез через радиус *Notothoe*.

1 — присоска ножки; 2 — канал ножки; 3 — известковые тельца в коже; 4 — эпиневральный канал; 5 — эктоневральный нервный ствол; 6 — гипоневральный нервный ствол; 7 — радиальный псевдогемальный канал; 8 — радиальная лакуна, дающая ветвь в ножку; 9 — радиальный амбулаторный канал; 10 — продольные мышцы; 11 — ампула ножки; 12 — кольцевая мускулатура (из Деляжа).

ные брюшные сосуды: *прилежащий* и *свободный*, причем *прилежащий* имеет более позднее происхождение. Самый передний участок брюшного сосуда иногда несколько дифференцируется (S e m r e g у *Aspidochirota*), обособляясь в специальный «брюшной желудочный сосуд»; впрочем обособление недостаточно резко, и вряд ли новый термин заслуживает своего введения.

Спинальный сосуд тоже часто дифференцирован на свободный и прилежащий, соединенные сложной сетью анастомозов, которая получает название «чудесной сети» (*rete mirabile*) (рис. 289). Распространение и степень развития чудесной сети сильно варьируют. Иногда внутри сети, натянутой между свободным и прилежащим сосудами, образуется еще один продольный собирательный сосуд, который

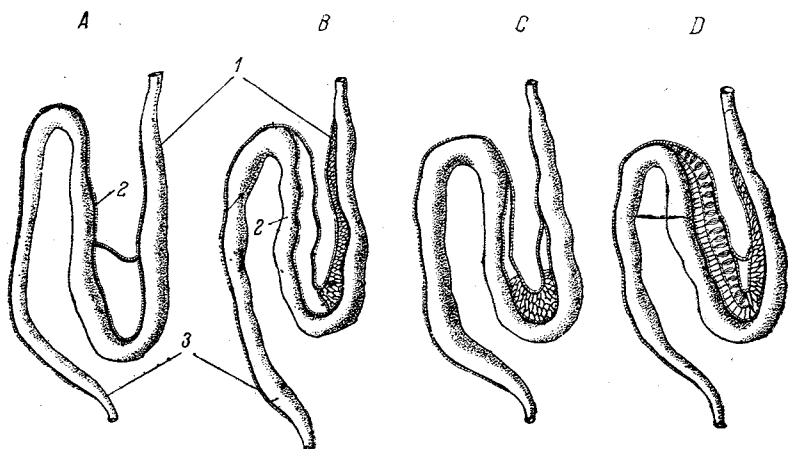


Рис. 289. Схема развития чудесной сети сосудов у разных голотурий. А — *Synapta*; В — *Phyllophorus mollis*; С — *Caudina*; D — *Holothuria*. У *Holothuria* развивается по ходу сети третий продольный сосуд.

1 — нисходящее колено кишки; 2 — восходящее колено; 3 — второе нисходящее колено кишки. (Оригинал.)

T i e d e m a n n назвал «легочной веной». У *Apoda* чудесной сети нет, сложнее же всего она развита у *Aspidochirota*. Чудесная сеть нередко обладает пестрой расцветкой (желтой, бурой, красной, зеленой), что зависит от одевающего ее перитонеального эпителия, содержащего в себе экскреторные зернистости. Чудесная сеть густо оплетает левое легкое, но не срастается с ним. Повидимому в стенках легких имеется своя система лакун, сообщающихся с окологлазничным сплетением.

Важно отметить, что в лакунарной системе, в связи с ее сетчатым строением и с полным отсутствием в ней клапанов и ритмических сокращений, правильного кровообращения не замечается. Система играет, повидимому, главным образом питательную и отчасти выделительную роль (там, где чудесная сеть оплетает легкое), но не дыхательную.

Класс Echinoidea

Под радиальными нервами залегают пять радиальных псевдогемальных каналов, которые, достигая околоротового нервного кольца, у всех ежей замыкаются слепо. Однако, по Bather, имеется

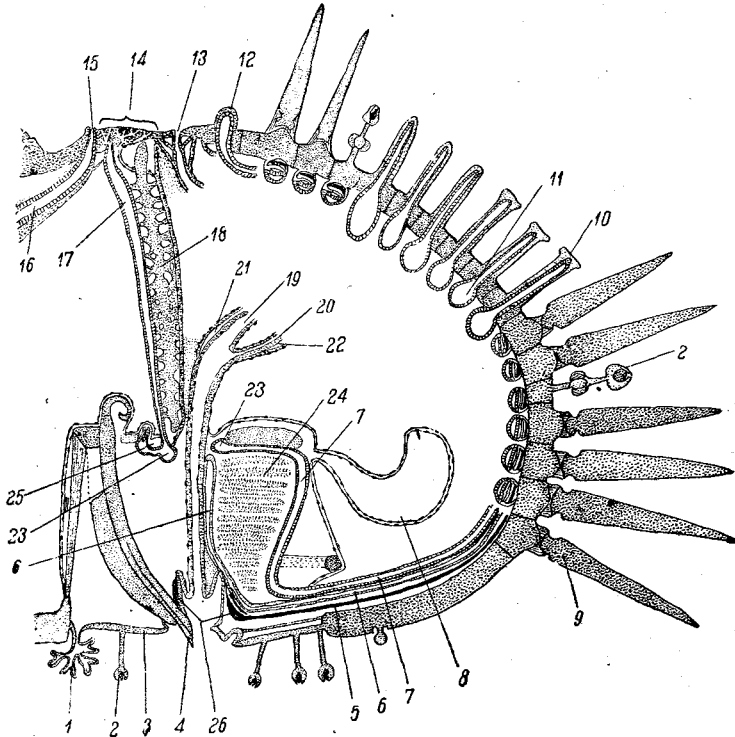


Рис. 290. Схема организации правильного морского ежа на разрезе через главную ось тела; слева разрез прошел интеррадиально, справа через радиус.

1 — околоротовые кожные жаберы; 2 — педичеллярии; 3 — кожа околоротовой площадки; 4 — зубная пластинка; 5 — радиальный нерв; 6 — радиальная кровеносная лакуна; 7 — радиальный амбулакальный канал; 8 — орган Стюарта; 9 — игла; 10 — амбулакальная ножка; 11 — ампула ножки; 12 — терминальное щупальце; 13 — порошица; 14 — madreporовая пластинка; 15 — половое отверстие; 16 — половой проток; 17 — каменистый канал; 18 — осевой орган; 19 — кишка; 20 — сифон кишки; 21 и 22 — околоротовые сосуды; 23 — амбулакальный кольцевой канал; 24 — мышцы аристотелева фонаря; 25 — кровеносный кольцевой канал; 26 — нервное кольцо (по Лангу).

околоротовое псевдогемальное кольцо. Есть еще особый аборальный кольцевой синус (отдел целома), в стенке которого залегает аборальное лакунарное кольцо.

Лакунарная система (рис. 290) складывается прежде всего из лежащего на аборальной поверхности аристотелева фонаря лакунарного кольца, которое часто носит характер кольцевого сплетения.

От кольца расходится пять радиальных лакун, расположенных в перегородке между радиальным амбулакральным и гипоневральным каналами. От лакун отделяются веточки к амбулакральным ножкам. У ежей, так же как и у голотурий, хорошо развита кишечная система лакун. В ее состав входит брюшной, или внутренний, сосуд, который берет начало от лакунарного кольца и залегает в мезентерии. В третьем колене кишки, на протяжении сифона, сосуд пробегает снаружи от последнего, располагающегося между сосудом и стенкой кишки. Спинной, или наружный кишечный сосуд, не то возникает прямо из лакунарной окологлазной сети (P r o u h o), не то берет начало из лакун осевого органа (H a m m a n n). Оба сосуда идут вдоль кишечника, посылая от себя мелкие веточки, которыми в стенках кишки образуется сложная сеть. У некоторых ежей (например у *Echinus sphaera*) имеется еще третий продольный сосуд, свободный и сократимый. Он сообщается при помощи десяти перемычек со спинным сосудом. Пятиугольное аборальное лакунарное кольцо посылает от себя пять ветвей к гонадам. У *Spatangoidea* это кольцо имеет вид менее правильного кольцевого сплетения, расположенного в перепонке, соединяющей четыре гонады *Spatangoidea*. Осевой орган устроен так же, как у морских звезд (см. ниже).

Класс Asteroidea

Псевдогемальная система звезд состоит из интеррадиально расположенного вертикального канала, который своими концами соединяется с аборальным и с двойным оральным кольцами. Интеррадиальный псевдогемальный канал охватывает собой каменистый канал и осевой орган. Этот канал выстлан мерцательным эпителием; французские авторы называют его осевым синусом. Аборально канал переходит в аборальное псевдогемальное кольцо, охватывающее аборальную кольцевую лакуну; псевдогемальное кольцо посылает от себя половые каналы к гонадам. В оральном направлении интеррадиальный канал впадает во внутреннее оральное псевдогемальное кольцо, лежащее кнутри от лакунарного кольца. Кнаружи от последнего залегает наружное псевдогемальное кольцо, так что упомянутая кольцевая лакуна находится в перегородке, разделяющей оба псевдогемальных кольца. Перегородка пронизана несколькими отверстиями, сообщающими между собой оба кольца.

От наружного кольца в каждый радиус идет канал, залегающий между радиальным нервом и амбулакральным каналом. Вертикальной перегородкой псевдогемальный канал поделен надвое в продольном направлении. Канал дает от себя парные веточки к ножкам.

Лакунарная система звезд показывает тенденцию к образованию сплетений. Ее составляют:

А) О с е в о й о р г а н. Он прилегает к каменистому каналу и спускается интеррадиально от мадрепоровой пластинки к амбулакральному кольцу. T i e d e m a n n назвал осевой орган «сердцем»; позднее было обращено внимание на железистое значение ор-

гана, и Perrier дал ему название «яйцевидной железы». Lang предложил индифферентный термин «осевой орган», а Ludwig называет его «септальным органом».

Макроскопически это рыхлый, утолщающийся в аборальном направлении тяж, покрытый лопастными возвышениями, которые часто спаиваются в сетчатый или губчатый остов. В клетках органа накапливается пигмент, окрашивающий его в разные цвета (желтый, бурый, фиолетовый). Орган располагается в интеррадиальной септе мадрепоритного интеррадиуса. Основная масса органа состоит из волокнистой соединительной ткани, содержащей множество пустот и одетой снаружи мерцательным эпителием. Пустоты имеют вид неправильных, переплетающихся каналов и набиты лимфатическими клетками, которые усиленно размножаются.

В) Околоротовое лакунарное кольцо, с которым вступает в связь нижний конец органа и которое состоит из кольцевого сплетения лакун, ограниченного снаружи и внутри двумя псевдогемальными кольцами. Полость лакунарного кольца есть продолжение полостей осевого органа.

С) Радиальные лакуны. От лакунарного кольца по направлению лучей отходит пять радиальных лакун, которые опять-таки носят характер длинных, каналовидных сплетений, залегающих в вертикальной перегородке радиального псевдогемального канала. Радиальные лакуны идут до конца луча и посылают от себя веточки к основаниям ножек. В подкожном слое ножек тоже можно проследить систему полостей, составляющих продолжение вышеупомянутых веточек. У конца ножки эти лакуны заканчиваются кольцевой лакуной.

Д) Аборальное лакунарное кольцо. Верхний конец осевого органа входит в ампулу каменистого канала и вступает в контакт с пятиугольным аборальным кольцом, углы которого отвечают интеррадиусам. Аборальное кольцо состоит, собственно, из кольцевидного сплетения лакун. Это кольцо лежит внутри аборального псевдогемального кольцевого канала, который, в свою очередь, составляет продолжение интеррадиального псевдогемального канала, охватывающего осевой орган.

Е) Половые лакуны отходят от углов аборального кольца к гонадам, достигая которых они оплетают половые железы в виде общего синуса. Половые лакуны вплоть до самых гонад сопровождаются псевдогемальными половыми каналами.

Ф) Кишечные лакуны. В том самом месте, где осевой орган соединяется с аборальным кольцом, он посылает от себя еще два (реже больше) лакунарных тяжа, выходящих свободно в целом. Тяжи достигают стенок желудка, на которых и переходят в сплетение кишечных лакун. Кишечные лакунарные тяжи отличаются от прочих выростов осевого органа отсутствием сопровождающих их псевдогемальных каналов.

Класс Ophiuroidea

Псевдогемальная система состоит из околоротового кольца и пяти радиальных каналов, поделенных продольно надвое перегородкой, в которой лежит радиальная лакуна (рис. 291). Оральное кольцо не обнаруживает подразделения на наружное и внутреннее, как у звезд.

Оральное кольцо посылает от себя осевой синус, окружающий осевой орган и каменистый канал. Осевой синус продолжается в аборальное кольцо.

Лакунарная система довольно хорошо развита, особенно у крупных Euryalae, где она была изучена Федотовым. Ее прежде всего образует оральное кольцо, которое лежит внутри от нервного кольца и со всех сторон, кроме обращенной к нервной системе, охвачено околоротовым псевдогемальным кольцевым каналом. Лакунарное кольцо образовано, собственно говоря, сплетением лакун. У многих офиур кольцо слабо развито, так что некоторые авторы даже отрицали его существование.

От кольца идут в лучи пять радиальных лакун того же строения, как у Asteroidea.

Кроме того от кольца отходит мощное сплетение лакун, образующее осевой орган. Последний спускается от околоротового кольца вместе с каменистым каналом книзу и кнаружи и оканчивается на внутренней стороне madreporita. Как раз перед своим концом лакуны осевого органа впадают в аборальное лакунарное кольцо, которое находится в связи с половой системой и имеет довольно причудливое расположение. Оно гораздо шире околоротового кольца и в радиальных направлениях проходит над

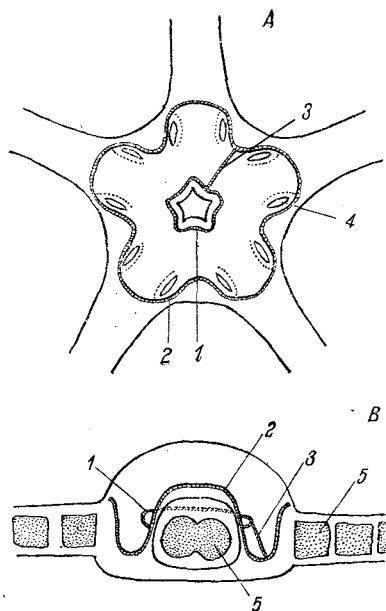


Рис. 291. Схематическое изображение псевдогемальной системы Ophiuroidea. А — вид сверху; В — оптический разрез через диск и луч, основание одного из лучей направлено к зрителю.

1 — оральное кольцо; 2 — аборальное кольцо, посылающее сосуды в гонадам; 3 — осевой синус; 4 — половые щели; 5 — позвонок внутри луча. (Оригинал.)

ротного кольца и в радиальных направлениях проходит над основанием лучей, в интеррадиусах же спускается к оральной стороне диска, где лежит ниже, но снаружи от орального кольца. От каждой радиальной выпуклости кольца направляется к ближайшим половым сумкам пара половых лакун. Кроме того, повидимому, имеется пять лакун, идущих от аборального кольца к верхней стенке желудка.

Класс Crinoidea

Псевдогемальная система слабо развита и не обнаруживает такой тесной связи с лакунарной системой, как у других иглокожих. Пять радиальных псевдогемальных каналов лежат между поверхностными

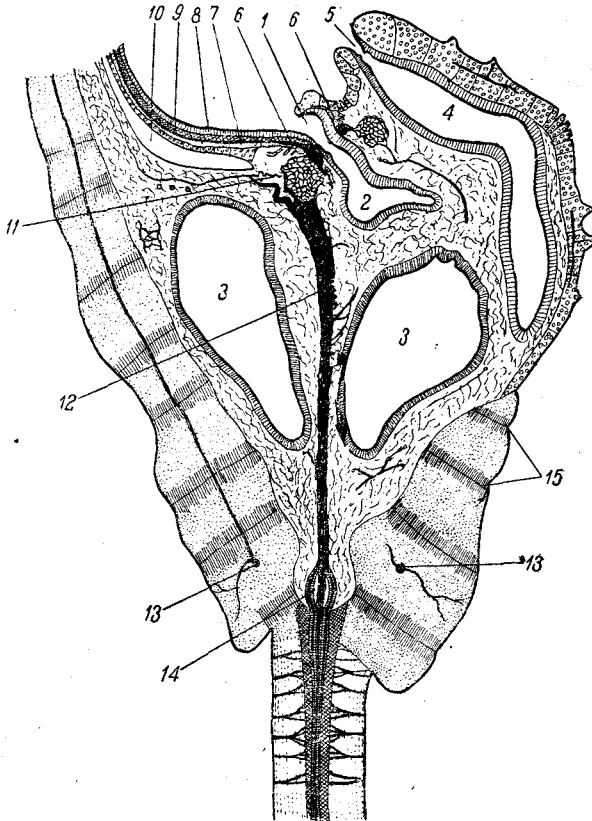


Рис. 292. Схематический разрез через лилию *Pentacrinus decorus*; слева разрез прошел через радиус, справа — интеррадиально.

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — средняя кишка; 4 — задняя кишка; 5 — порошица; 6 — кольцевой амбулакральный канал; 7 — радиальный амбулакральный канал; 8 — радиальный псевдогемальный канал; 9 — радиальный нерв; 10 — целом луча; 11 — сплетение кровеносных лакун; 12 — осевой орган; 13 — нервное аборальное кольцо, от которого идут нервы в лучи; 14 — пятикамерный синус; 15 — мышцы между пластинами скелета (из Ланга).

нервами и радиальными амбулакральными каналами. В чашечке эти каналы, по одним данным, кончаются слепо, т. е. околоротового псевдогемального кольца нет, по другим же (Bather) кольцо имеется. Повидимому к псевдогемальной системе относятся и пять

половых радиальных синусов, которые во многих местах сообщаются с целомом.

Лакунарная система в общем хорошо развита (рис. 292). В состав ее входят околоротовое кольцо в виде сплетения лакун, богатая сеть лакун в стенках кишечника и в окружающей мезенхиме, большая половая лакуна. Последняя образуется вокруг полового стержня рук и всех его разветвлений, будучи в свою очередь окружена псевдогемальным половым синусом. Особенно развиты разветвления половой лакуны в пиннулах, где созревают половые продукты. По направлению к центру тела половая лакуна рассыпается в лакунарную сеть.

Наконец к лакунарной системе морских лилий относится и осевой орган. Он имеет вид вертикальной булавы, вздутой наверху и образующей ось чашечки, тогда как книзу, к аборальной стороне, булава утончается и продолжается внутрь пятикамерного органа стебелька вплоть до основания последнего. Осевой орган лилий одет снаружи перитонеальным эпителием, содержит внутри канал, тоже выстланный эпителием, а между этими двумя эпителиальными слоями залегает губчатая соединительнотканная строма, пронизанная густой сетью лакун.

Общее об Echinodermata

Резюмируя все сказанное об иглокожих, приходится сделать вывод о том, что у них нет настоящей, типичной кровеносной системы. Среди нескольких систем полостей целомического (целом, псевдогемальная система, амбулакральная система) и не целомического (лакунарная система, система эпинеуральных каналов) происхождения нет ни одной, которая бы исключительно или даже преимущественно несла функции (дыхательную и питательную) и морфологические признаки — (циркуляция, клапаны, гемоглобин или другие пигменты крови) кровеносной системы. Повидимому у Echinodermata физиологические функции этой последней распределены понемногу между всеми системами полостей животного. Морфологически ближе всего к кровеносной системе других животных подходит лакунарная система иглокожих (стр. 491), в физиологическом же отношении она несет почти исключительно питательную функцию, ибо какую-нибудь связь ее с органами дыхания удается установить лишь в очень редких случаях (чудесная сеть лакун и левое легкое у голотурий). Правильная циркуляция жидкости в лакунарной системе отсутствует. Как лакунарная, так и псевдогемальная системы у большинства иглокожих построены по свойственному многим системам органов Echinodermata образцу. Каждая система образует два кольца (оральное и аборальное), соединенные друг с другом при помощи осевого отдела (осевой орган лакунарной и интеррадиальный синус псевдогемальной систем). Оральное кольцо посылает радиальные выросты в лучи, аборальное — выросты к гонадам. У иглокожих с длинным, сильно развитым кишечником к этому присоединяется окологлазное сплетение лакун (но не псевдоге-

мальных каналов), дифференцирующихся в два продольные сопро-
вождающие кишечник ствола. Лакуны кишечника наиболее напо-
минают сосуды настоящей кровеносной системы.

Интересны взаимоотношения между псевдогемальной и лаку-
нарной системами, сходные с картиной отношений между целомом
и кровеносной системой у Hirudinea. На большей части своего про-
тяжения каналы и кольца псевдогемальной системы охватывают
собой соответственные части лакунарной системы. Какое значение
имеет эта тесная связь двух систем, решить трудно.

В общем, в отношении кровеносной системы Echinodermata об-
наруживают необычайную простоту организации и нет никаких мор-
фологических данных в строении взрослых или личиночных стадий
иглокожих, которые бы говорили о вторичном характере этой про-
стоты, о наличии у них в прошлом более высоко организованной
кровеносной системы.

ТИП ХОРДОВЫХ (Chordata)

Кровеносная система имеется у всех хордовых, но у низших
Chordata она несравненно проще устроена, чем, например, у Mollusca
и даже у многих Crustacea. Кровеносная система низших хордовых
незамкнута, и кровь большую часть своего пути пробегает в неимею-
щей собственных стенок системе лакун.

ПОДТИП ГЕМИХОРДОВЫХ (HEMICHORDA)

Класс Enteropneusta

Кровеносная система лакунарна и состоит из лакун и из так на-
зываемого *сердечного пузыря*. Лакуны залегают повсюду в погра-
ничных перепонках между органами или пластинами тела. Только
в самых крупных сосудах, и то не у всех Enteropneusta, наблю-
дается эндотелиальная выстилка. Итак, кровеносная система
является здесь несомненно остатком бластоцеля.

В спинной части хоботка залегают сердечный пузырь, — обра-
зование, еще не дифференцировавшееся на собственно сердце и на
перикардий. Это вполне замкнутый мешочек, различной, но часто
приблизительно трехгранной формы. Лишь у некоторых видов
(*Balanoglossus australiensis*) брюшная стенка пузыря образует более
или менее выраженное продольное впячивание, вполне напоминая
дифференцировку сердца у Tunicata (стр. 503). Сердечный пузырь —
обособившаяся часть целома и в простейших случаях (*Protobalanus
koeHLeri*) стенки его состоят из простого слоя эпителия, более
высокого на брюшной стороне пузыря. У большинства Enteropneusta
за счет этого эпителия, его пролиферацией формируется соедини-
тельная ткань, заполняющая частично пузырь, а также слой попе-
речных мышц, особенно развитый на брюшной стенке пузыря. Оста-

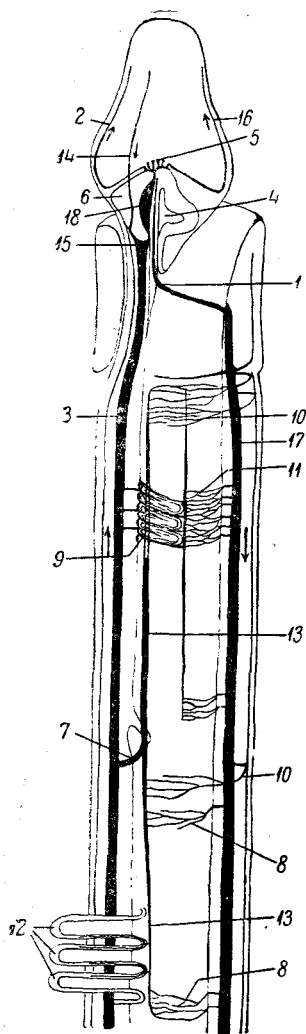


Рис. 293. Кровеносная система *Balanoglossus*.

1 — окологлоточные комиссуры; 2 — спинная артерия хоботка; 3 — спинной продольный сосуд; 4 — нотохорд; 5 — glomerulus; 6 — сердце; 7 — комиссуральный сосуд; 8 — капилляры кишечной стенки; 9 — сосуды жабер; 10 — капилляры стенки тела; 11 — капилляры брюшной стенки глотки; 12 — печеночные выросты; 13 — боковой продольный сосуд; 14 — правая вена хоботка; 15 — передний конец спинного сосуда; 16 — брюшная артерия хоботка; 17 — брюшной продольный сосуд; 18 — центральная лакуна (по Вандер Горсту).

ток полости пузыря заполнен стекловидно-прозрачной жидкостью, не похожей на кровь.

Сердечный пузырь есть пропульсаторный орган. Между ним и нотохордом стелется центральная лакуна (рис. 293). Кровь доставляется в центральную лакуну из туловища и воротничка по мощному спинному сосуду (лакуне), а из хоботка — по паре тонких дорзо-латеральных лакун. При расширении сердечного пузыря кровь центральной лакуны сжимается между пузырем и нотохордом и изливается по двум окологлоточным лакунам в толстый брюшной продольный сосуд туловища и воротничка и в медианные спинной и брюшной сосудики хоботка. Брюшной сосуд, кроме ряда других, посылает приносящие артерии к жабрам, а уносящие сосуды жабер впадают в большой спинной сосуд. Позади жабер кровь стенок кишечника большей частью попадает не прямо в спинной сосуд, но сначала в два латеральные сосуда, а уже из них по комиссуральному сосуду — в спинной ствол. Часть крови центральной лакуны заходит в glomerulus, где освобождается от экскретов. Кровь бесцветна и содержит немногочисленные кровяные клетки. Лучше всякого описания картину кровообращения дает прилагаемая схема (рис. 293).

Такое же расположение сердечного пузыря и кровеносных сосудов наблюдается и у близкой к *Enteropneusta* небольшой группы *Pterobranchia*, судя по описаниям Щепотьева и др.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКОВ (TUNICATA).

Класс Appendiculariae

У всех Appendiculariae, кроме *Kowalevskya*, имеется сердце и перикардий. Сердце лежит на брюшной стороне тела, под кишечником. Оно представляет собой мешок, спинная сторона которого более

или менее вворочена внутрь. Таким путем получается нечто вроде двустенной трубки: наружный слой трубки есть перикардий, внутренний — собственно сердце, между ними — перикардиальная полость. У *Fritillaria* впячивание сердца очень слабое, у крупных *Oikopleura* оно глубже. Спинная щель сердца отчасти закрывается кишечником, к которому сердце вплотную прилегает. Стенки сердца состоят из плоского эпителия, образующего на стороне, обращенной к полости сердца, большей частью продольные поперечнополосатые фибриллы. Перикардий лишен мускулатуры. В стенку перикардия заключены две крупные железистые клетки.

Пульсация сердца отличается большой частотой: сердце дает до 250 ударов в минуту. Согласно большинству авторов (кроме Н а г т а п п, который наблюдал только ток крови сзади наперед), периодически имеет место перемена направления тока крови: кровь течет то сзади наперед, то в обратную сторону.

Большая часть полости тела занята студенистым веществом. Местами студень отсутствует, и в этих пустотах получают кровяные лакунарные пути с бесцветной, изредка пурпурно-красной (*Oikopleura dioica*) кровью. Кровяных телец нет, лакуны лишены эндотелия. F o l различает медианную брюшную лакуну под эндостилем, две окологлоточные лакуны, медианную спинную лакуну и две продольные лакуны хвоста (спинную и брюшную). У *Kowalevskyia* сердца и правильной циркуляции крови нет.

Класс Ascidiæ

На ранних эмбриональных стадиях сердце и перикардий представляют собой замкнутый пузырек с начинающей впячиваться внутрь спинной стенкой. Позднее впячивание углубляется, пока его края совсем не сойдутся, не сольются — так получается двуслойная трубка с передним и задним отверстиями. Таким образом на спине стенки сердца непосредственно переходят в стенку перикардия; это так называемый сердечный шов. Впрочем у сем. Molgulidae сердце во взрослом состоянии сохраняет вид широко открытого жолоба. Форма сердца то укороченная, то вытянутая (иногда его длина в несколько десятков раз превышает ширину, достигая почти половины длины всего тела). Размеры сердца варьируют от долей миллиметра до 4 см (*Cynthia*).

Положение сердца характерно для отдельных семейств. У Botryllidae оно лежит тотчас позади глотки, у Clavellinidae — в заднем отделе тела рядом с кишкой, а у Polyclinidae — в самом заднем конце тела. Гистология сердца такова же, как у Appendiculariae, хотя некоторые авторы описывают внутри от слоя мышц слой плоского эпителия. Сердце лишено клапанов.

Полость перикардия заполнена водянистой жидкостью. У *Cione* в ней залегает особое образование — «перикардиальное тело», меняющее свое положение внутри перикардия. Оно желтоватого цвета, неопределенной формы и состоит из разного рода клеток: деформи-

рованных мускульных, амебоидных и синцитиев. Сокращения сердца идут от одного конца к другому; на сердцах, обладающих большой длиной, можно видеть, как до прекращения первой волны сокращения начинаются в том же направлении вторая и даже третья.

После ряда сокращений наступает пауза в 4—5 секунд, а потом начинается ряд сокращений в обратном направлении. Совокупность

паузы и двух смежных рядов волн называется *сложным сердечным периодом*. Длина обеих половин периода и паузы варьирует даже у одной и той же особи в разное время жизни. Roule у *Cione* нашел, что молодая особь в 2 см длиной дает сначала сзади наперед 80 сокращений в 100 секунд, потом спереди назад 35 сокращений в 65 секунд. Взрослая особь дает соответственно 25 сокращений в 73 секунды и 17 сокращений в 60 секунд. Таким образом адоральная половина периода состоит из большего числа и более быстрых сокращений, чем абдоральная, у взрослых пульсация медленнее и равномернее. У хвостатых личинок пульс, повидимому, еще быстрее, хотя и не так скор, как у некоторых аппендикулярий. Причины перемены направления сокращений сердца остаются трудно объяснимыми.

Сосуды возникают независимо от сердца и перикардия, которые как бы вклиниваются в сосудистую систему. Это промежутки в студенистом веществе, заполняющем первичную полость тела. В наиболее крупных сосудах клетки окружающей соединительной ткани располагаются на стенках их в виде плоского эндотелия. В мелких сосудах эндотелий отсутствует.

Главнейшие сосуды следующие (рис. 294): 1. *Гипобранхиальный сосуд* идет от сердца вперед под эндостилем до переднего конца глотки, где он распадается на мелкие веточки. Иногда вместо одного имеется два или более стволов. Гипобранхиальный сосуд посылает боковые ветви к жаберным щелям. 2. *Спинальный сосуд* (один

Рис. 294. Сосудистая система *Cione intestinalis*.

1 — рот; 2 — клоака; 3 — порошица; 4 — задняя кишка; 5 — спинной продольный сосуд, дающий ветви к пищеводу (6) и к гонадам (7); 8 — гипобранхиальный сосуд (из Зелигера).

или несколько) идет по срединной спинной линии. Лишь в редких случаях (*Ascidia mentula*, по Heller) он непосредственно соединяется сзади с сердцем. Обычно задний конец его распадается на мелкие каналы и синусы, оплетающие внутренности, так что при адоральном сокращении сердца, последнее получает кровь из этой сети. Так, у *Cione* спинной сосуд позади расщепляется, по Roule, на три ветви: правая боковая оплетает своими ветвями пищевод и желудок, средняя — яичник, а левая боковая ветвится в стенках

кишки. На переднем своем конце спинной сосуд доходит до края ротового сифона. Ветви спинного и гипобранхиального сосудов соединяются. 3. *Сосуды жаберного отдела глотки* образуют столь сложную сеть, что описывать ее не представляется возможным.

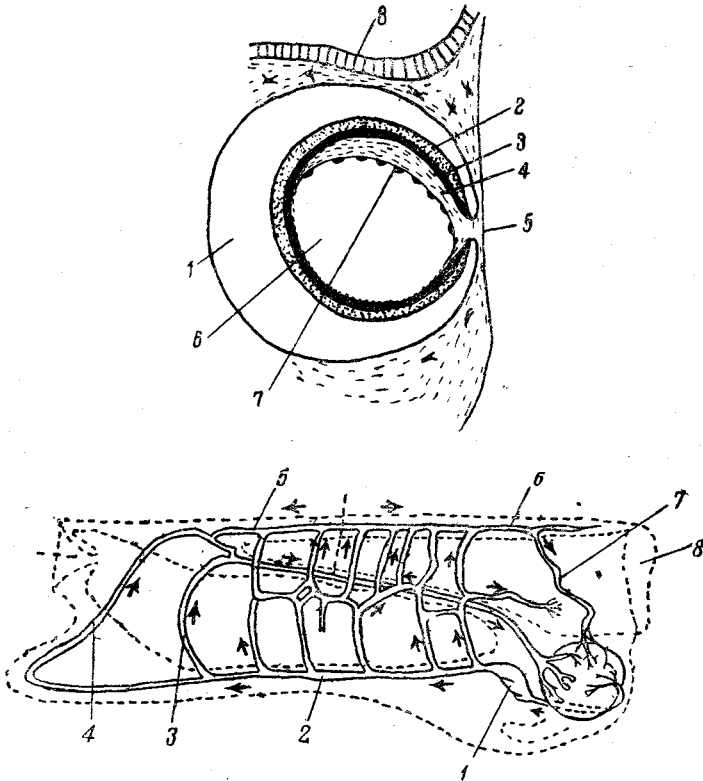


Рис. 295. Сверху — схематический поперечный разрез через сердце *Salpae*.

1 — полость перикардия; 2 — плазматический слой сердца; 3 — фибриллярный слой сердца; 4 — соединительнотканый слой; 5 — сердечный шов; 6 — полость сердца; 7 — эпидермис; 8 — эпителий кишки.

Снизу — схема кровообращения одиночной формы *Salpa maxima*. Животное нарисовано с левой стороны, стрелки указывают направление тока крови сзади вперед во время периода сокращений сердца.

1 — сердце, от которого вперед и назад отходит по кровеносному стволу; 2 — гипобранхиальный сосуд; 3 — кольцевой сосуд; 4 — ротовой сосуд; 5 и 6 — спинной сосуд; 7 — анальная комиссура; 8 — клоака (по Фернандес и по Николаи.)

Конфигурация сети зависит от числа, формы и положения жаберных щелей, но в общем сеть состоит из анастомозирующих продольных и поперечных сосудов. 4. *Висцеральный сосуд* отходит в виде мощного ствола от заднего конца сердца к различным отделам кишечника. 5. Наконец есть сеть *сосудов стенки тела и мантии*,

которые берут начало, главным образом, от брюшных стволов кровеносной системы.

Кровь содержит округлые или овальные кровяные клетки. Иногда в клетках имеется пигмент в виде оранжевых (*Cynthia*) или красных (*Leptoclinum*) легко обесцвечивающихся зерен. Есть отдельные сведения о наличии в крови гематина. Судя по посинению крови *Ascidia mamillata* на воздухе, в ней, может быть, имеется гемоциан. Кроме того нередко часть кровяных клеток заражена зоохлореллами, которых так много, что они придают крови окраску. Весьма вероятно, что присутствие зоохлорелл содействует обогащению крови кислородом.

При абсорбальном сокращении сердца в заднюю половину тела доставляется богатая кислородом, но бедная питательными веществами кровь; при адоральном сокращении отношения обратны. В общем циркуляция крови не отличается правильностью.

Класс Salpae

Как у *Desmomyaria*, так и у *Cyclomyaria* сердце лежит на брюшной стороне тела, неподалеку от желудка. Оно устроено по тому же типу, как у асцидий (рис. 295, А). Сердечная трубка *Salpae* коротка. Кровеносная система лакунарна и состоит из сети щелевидных пространств, залегающих по спинной стороне глотки, вокруг эндостилия, вокруг мышечных колец, вокруг скопления внутренностей (гонады, кишечник) на брюшной стороне тела и т. д. (рис. 295 В). У *Salpae*, как и у всех прочих *Tunicata*, наблюдается периодическая инверсия направления тока крови.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделением, или экскрецией называется выведение из тела накапливающихся внутри организма конечных продуктов обмена веществ, дальнейшая аккумуляция которых внутри животного либо тормозит текущую созидательную деятельность протоплазмы, или же отравляюще сказывается на организме. Как и по отношению ко многим другим функциям организма, выделение продуктов обмена веществ может в одних случаях не быть строго локализованным, так сказать разлитым на протяжении больших пространств (всей кожи, кишки и т. п.), либо оно сосредоточивается в определенных *органах выделения*, к которым французскими авторами нередко применяется термин *эмункториев*. Впрочем при внимательном анализе даже у животных, обладающих настоящими органами выделения, значительная часть процессов экскреции падает на неспециализованные в этом отношении части тела. Возьмем, например, такое явление как потение; потовые железы играют роль органов выделения воды (и некоторых других веществ), хотя, строго говоря, к выделительной системе не относятся. Выделение газов при дыхании тоже, собственно говоря, могло бы быть отнесено к экскреции. Наконец нам кажется вероятным, что побочной функцией большинства желез с наружными протоками является экскреция. Таким образом явления выделения необычайно широко распространены в организме. Однако мы в нашем обзоре, естественно, будем останавливаться лишь на таких случаях, где выделение составляет главную функцию органа. Оставляя в стороне Protozoa, у которых выделение носит совершенно особый характер, мы обратимся лишь к Metazoa.

Исследование выделительной системы позвоночных уже давно показало, что, по крайней мере, у высших представителей животного царства выделительные функции распределены между несколькими экскреторными аппаратами, дифференцированными в разных направлениях, или между несколькими отделами одного и того же аппарата. Так, в почке Vertebrata мальпигиево тельце выделяет воду и растворенные в ней соли, а через извитые канальца удаляются специфические части мочи, а именно азотистые соединения вроде мочевины и мочевой кислоты. Вместе с тем после опытов Ковалевского с инъекцией лакмуса мы знаем, что мальпигиевы тельца имеют кислую, а извитые канальцы — щелочную реакцию. Эти опыты с лакмусом выяснили далее, почему при инъекции в тело животных растворов различных красок, служащих показателями про-

цессов выделения, одни из красок выводятся через мальпигиевы клубочки, другие — через извитые канальцы почки. Кислыми мальпигиевыми клубочками поглощаются основные краски, тогда как щелочные извитые канальцы захватывают краски, имеющие кислую реакцию. Наиболее показательный эффект дает комбинированное впрыскивание красной щелочной краски, *аммиачного кармина* и синей кислой краски, *индигокармина*. При такой инъекции мальпигиевы тельца приобретают красный, а извитые канальцы — синий цвет. Итак, у позвоночных задачи выделения кислых и щелочных жидких веществ объединены в одном органе — почках, но распределены между различными участками этого органа. Физиологические эквиваленты этих частей почки позвоночных оказались и у беспозвоночных. Здесь они редко бывают сосредоточены в одном органе, обычно же представлены двумя пространственно разграниченными аппаратами. Часть этих аппаратов представляет собой ясно обособленные органы, сравнимые с почками позвоночных. В других случаях для выделения служат отдельные экскреторные клетки, группы клеток, участки перитонеального или кишечного эпителия; такие образования называют экскреторными, или *экскреторами*.

Однако в теле большинства животных, помимо указанных, имеются еще приспособления, служащие специально для выделения твердых веществ. Такими твердыми веществами являются, с одной стороны, нормально образующиеся в организме зернистые, нерастворимые выделения, с другой стороны — попадающие в тело бактерии или искусственно впрыскиваемые внутрь тела нерастворимые мелкие частицы, порошок угля, растертая тушь или акварельная краска кармин и т. п. Органы, служащие для выделения твердых веществ, получили специальное название *фагоцитарных*. У разных групп животных можно наблюдать усложнение фагоцитарного аппарата. В более простых случаях таковым являются отдельные странствующие клетки крови, *фагоциты*, или лейкоциты. В других случаях мы имеем хорошо выраженные и ясно отграниченные многоклеточные фагоцитарные органы. Собирающиеся в фагоцитарных органах экскреты может постигать различная судьба. Иногда они как бы растворяются, перевариваются и исчезают, иногда выводятся наружу разными способами; во многих случаях, однако, фагоцитарные органы служат не столько для выведения твердых экскретов наружу, сколько имеют целью просто улавливать и удерживать в себе образующиеся в теле твердые выделения, устраняя их, таким образом, из жизненного обихода организма, которому эти экскреты, оставаясь нелокализованными, могли бы мешать. В таком случае с возрастом животного в фагоцитарных органах накапливается все большее количество нерастворимых экскретов и получают так называемые «почки накопления», или «аккумулятивные почки» (*rein d'accumulation* французов, *Speicherniere* немецких авторов).

Разнообразие выделительных органов беспозвоночных очень велико.

ДИФфуЗНОЕ ВЫДЕЛЕНИЕ

ТИП ГУБОК (Spongia)

О выделительных процессах у губок мало что известно. Имеются лишь некоторые данные относительно выведения твердых частиц через различные участки стенки тела. Нормальные твердые экскреты или заглоченные вместе с пищей и попавшие в мезоглею зернышки крахмала и пылинки угля (в опытах Masterman над *Grantia compressa* и Cotte над *Reniera*) прежде всего скопляются в бродячих амебоидных клетках мезоглеи. Нагруженные экскретами клетки подходят в любой точке к поверхности тела; последняя приподнимается в виде маленького кратера, от вершины которого и отделяется кучка набитых экскретами клеток, покидающих тело. Cotte наблюдал, что в мезоглее *Reniera* и других губок имеется много клеток, настолько набитых крупными, сильно преломляющими свет зернами, что клетка принимает вид ягоды малины. Эти клетки, по наблюдениям Cotte, периодически выходят в просвет канальной системы и там распадаются, освобождая экскреты. При кормлении губок кармином зерна последнего могут быть обнаружены в этих клетках. Указанные наблюдения свидетельствуют об экскреторной функции данных клеток.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (Coelenterata)

Уже давно известно присутствие в мезоглее *Octocorallia* — многочисленных звездчатых клеток, совокупность которых толковалась как примитивное нервное сплетение. Судя по работе Pratt (1902 и 1905), по крайней мере часть этих клеток служит целям экскреции. У *Alcyonium*, посаженных в воду с растертым в порошок кармином, во многих из звездчатых клеток появляются зерна кармина. К сожалению, дальнейшая судьба этих клеток точно не прослежена. По Pratt, они подходят к стенке гастральной полости и выполняют в ее просвет, напоминая своим поведением соответственные им амебоидные клетки мезоглеи губок. Однако, судя по описанию того же автора, нагруженные кармином клетки охотно округляются и становятся вполне неподвижными. Этот факт говорит в пользу аккумуляционной роли клеток, которые могут представлять собой как бы распыленные «почки накопления».

По всей вероятности и у прочих *Coelenterata* поверхности тела принимают участие в экскреции тем более, что как наружная стенка тела их, так и выстилка гастральной полости очень подходят для этой роли, являясь нежными и легко проницаемыми.

Кроме такого выделения, у некоторых *Coelenterata* можно отметить в теле места, где, повидимому, идет усиленная экскреторная деятельность и где мы находим особые выделительные поры. Характерной общей чертой всех подобных приспособлений является то, что их выделительный каналец открывается обычно одним концом в кишечник, другим — наружу. Этим обстоятельством значение дан-

ных образований, как экскреторных, в наших глазах сильно понижается. Не исключена возможность того, что они служат не столько для экскреции, сколько удаляют из кишечника избыток воды, попадающей в него с пищей (как это допускается для выделительных канальцев *Stenophora*). Примеров подобного рода сообщений с внешней средой довольно много. Так, у основания щупалец гидромедуз (*Aequorea*, *Tima*) нередко имеется щупальцевый валик, на субумбреллярной стороне которого лежит небольшое отверстие. Отверстие ведет в кольцевой канал гастральной системы, причем выстилающие каналец энтодермальные клетки отличаются от обыкновенного гастрального эпителия, имея вид железистых клеток, набитых бурными зернами и конкрециями. Еще Claus (1881) наблюдал, что эти конкреции попадают в просвет канальца и выводятся затем наружу.

У *Siphonophora* Bedot (1888) и Willem (1894) признают выделительную функцию за так называемыми цистозооидами. Это полипоидные особи с очень мелким отверстием на своем свободном конце. Оральная часть гастральной полости цистозооидов несколько обособлена от остальной и выстлана железистым эпителием с многочисленными блестящими конкрециями. Быть может через терминальную пору цистозооидов происходит экскреция.

У некоторых *Scyphozoa* тонкие поры имеются на краях зонтика у мест впадения радиальных каналов в кольцевой; у актиний нередко гастральная полость сообщается с внешней средой при помощи тонких пор на концах щупалец.

Третий класс кишечнополостных, *Stenophora*, тоже не лишен аналогичных образований. Поднимающийся от желудка кверху канал воронки разбивается на четыре канальца. Достигнув аборального полюса, канальцы расширяются в ампулы, две из которых замкнуты слепо, две же открываются наружу (C h u n, 1881). Повидимому эти канальцы, как сказано, служат для удаления избытка воды из гастральной полости. Итак, типичных, прочно установленных специальных органов выделения в типе *Coelenterata* не наблюдается.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (*Echinodermata*)

Этот тип отличается необычайной энергией выделения при помощи странствующих амебоцитов, которые встречаются во всех тканях животного. Лучшее всего изучено выделение твердых экскретов. Еще Hamann (1887) высказал предположение, что нагрузившиеся зернистыми включениями амебоциты выходят у морских ежей из соединительной ткани в околоротовые жабры и потом через стенки их наружу. Однако экспериментальное выяснение роли амебоцитов у иглокожих является заслугой Durham (1891). Он впрыскивал порошок туши или кармина в полость тела морских звезд (рис. 296 А, В) и ежей и нашел, что зерна краски захватываются полостными амебоцитами, которые затем мигрируют в кожные жабры звезд, а у ежей — в околоротовые жабры, и проходят через их стенки наружу. Таким образом сами амебоциты погибают, но

освобождают организм от экскретов. Вместе с клетками, захватившими краску, выходят и амебоциты с желтоватыми зернами в плазме, представляющими несомненно нормальный продукт экскреции. Последующие авторы (Шульц, Сюэпот и др.) вполне подтвердили данные Durham.

У Ophiuridea местом выхода наружу амебоцитов служат внутренняя поверхность половых сумок. По крайней мере Федотов (1915) у *Gorgopocerphalus* описывает присутствие в стенках сумок многочисленных желтых и бурых комков экскретов, заключенных в скопления амебоцитов. Комки, видимо, выносятся наружу через разрыв эпителия сумок. Таким путем они поступают в полость бурс, а оттуда через половые щели наружу.

Такое же косвенное участие половых путей в экскреции описывается и у других иглокожих — ежей, голотурий. Giard у ежей, а Russo у голотурий показали, что в Период полового покоя в стенках половых протоков и в их просвете имеется множество нагруженных экскретами амебоцитов.

Предпочтительным местом выхода наружу амебоцитов у голотурий служат водяные легкие (рис. 296 C). Сначала Semper

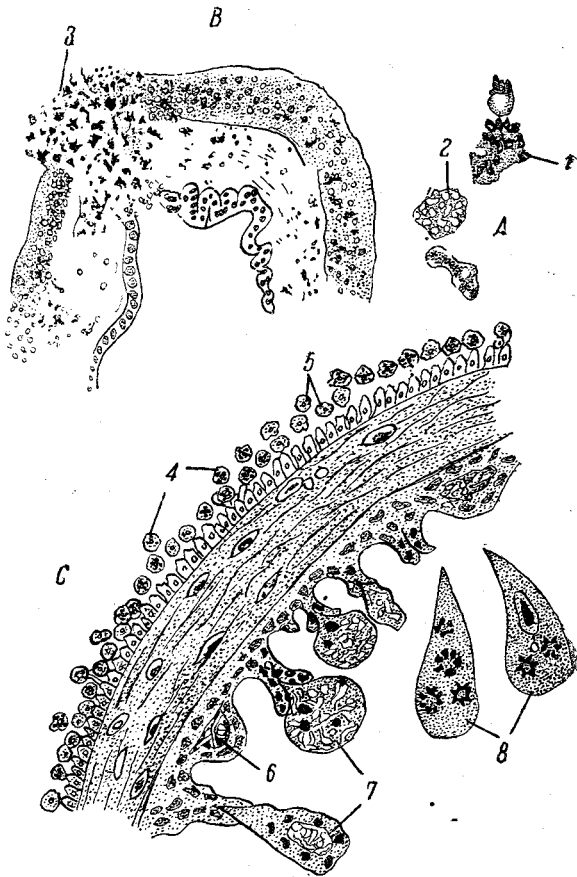


Рис. 296. А — *Asterias rubens*, фагоциты из полости тела, нагруженные тушью (1) или бесцветными блестящими зернами (2). В — *A. rubens* — конец кожной жабры (папулы) с выходящим наружу скоплением (3) фагоцитов, нагруженных тушью. С — разрез стенки водяного легкого *Cuscutaria pentactes* после инъекции туши в полость тела.

4 и 5 — фагоциты, нагруженные тушью и оседающие на стенках легкого; 6 — плазмодии фагоцитов в эпителии легкого, заполненные тушью и кристаллами; 7 — плазмодии, выходящие из эпителия в просвет легкого; 8 — плазмодии в просвете легкого (А и В — по Дерхаму, С — по Шульцу).

С u é n o t обнаружили в просвете легких скопления амебоцитов с желтыми зернами. Затем Ш у л ь ц (1895), впрыскивая тушь в полость тела *Cusumaria*, показал прохождение амебоцитов с тушью через стенки легких в их просвет. Сообщение легких с клоакой открывает экскретам выход из тела.

Есть целая группа голотурий, *Aroda*, лишенных водяных легких. Их экскреция изучалась Ш у л ь ц е м и в особенности Л а с т о ч к и н ы м (1914) у *Chiridota* и *Myriotrochus*. Инъекция туши в полость тела приводит к появлению на седьмой день множества амебоцитов с тушью в стенках и в просвете кишки, причем выделение продолжается вплоть до восемнадцатого дня после инъекции. Через двадцать один день полостная жидкость совершенно очищается от туши. Экскреция локализована в первом изгибе кишки, т. е. в конце первого нисходящего и в начале восходящего колена ее.

Кроме выделения наружу, у иглокожих широко распространена внутренняя экскреция, т. е. просто аккумуляция экскретов в определенных местах внутри тела. У *Echinoidea* во всех решительно тканях встречаются комки бурожелтых зерен, которые притом накапливаются с возрастом животного, почти отсутствуя у молодых ежей. Особенно излюбленным местом скопления зерен является осевой орган, который при впрыскивании кармина явно краснеет (К о в а л е в с к и й). К о в а л е в с к и й думал, что кармин выводится затем наружу и приравнивал осевой орган нефридиям, что оказалось неправильным.

У голотурий амебоциты с экскретами накапливаются в подкожной соединительной ткани (так происходят, например, желтые пигментные пятна *Chiridota*), в мезентериях, в стенках полиевых пузырей. Но, помимо этого, у многих голотурий прямо в полости тела появляются так называемые бурые тела, состоящие из больших скоплений амебоцитов с экскретами. У некоторых голотурий, а именно у *Aroda* (*Chiridota*) известно участие в образовании бурых тел принимают своеобразные мерцательные воронки, сидящие в один ряд на стенке целома вдоль мезентерия (рис. 297). При инъекции туши в полость тела внутри воронок появляются большие скопления нагруженных тушью амебоцитов, которые спаиваются там друг с другом. Ш у л ь ц (1895) думал, что амебоциты выходят через стебелек воронок в стенку тела и затем наружу. Однако на самом деле стебелек является плотным, и склеенные вместе амебоциты образуют бурые тела, поступающие из воронок обратно в целом.

Таким образом, суммируя данные по выделению у *Echinodermata* можно сказать, что вся экскреторная деятельность в их теле обслуживается множеством амебоцитов, плавающих в полости тела. Эти амебоциты нагружаются экскретами, принимающими зернистую форму и частью выносят их из тела, частью аккумулируют их внутри тела. Как для аккумуляции, так и для выноса экскретов наружу служат сколько-нибудь подходящие для этого точки тела. Так, для выноса экскретов служит и наружная поверхность тела, там, где стенка его является достаточно тонкой (жабры, амбулакральные ножки,

щупальца), и внутренняя поверхность водяных легких и кишки. В отношении диффузного характера экскреции, иглокожие стоят на одной ступени с губками и кишечнополостными.

Однако у Echinodermata простота процесса экскреции является вторичной. У них, повидимому, еще сохранились гомологи метанефридиальной системы, хотя и изменившие свою функцию. Так называемый поровый канал личинок Echinodermata, переходящий

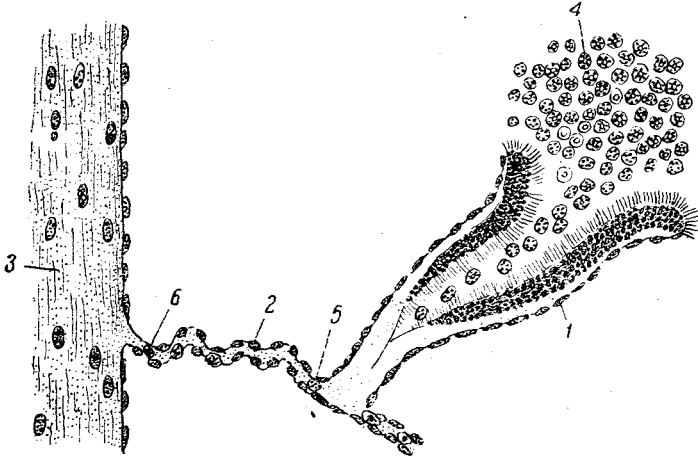


Рис. 297. Разрез через мерцательную воронку (1) *Chiridota pellicuda*, сидящую на мезентерии (2), который прикреплен к наружной стенке тела (3); 4, 5 и 6 — набитые тушью фагоциты, проникающие в воронку (4), в мезентерий (5) и в стенку тела (6) (по Ш у л ь ц у).

впоследствии частично в каменистый канал взрослого животного, по своим отношениям к цёлому вполне отвечает метанефридию: он сообщает цёлому с внешней средой. Непарность каменистого канала объясняется непарностью сохранившегося (левого) переднего цёлома. Задние цёломы иглокожих парны, но нефридии в них не сохранились.

ПРОТОНЕФРИДИИ

Под протонефридиями понимаются экскреторные органы, состоящие из простой или из сложно ветвящейся канальной системы, открывающейся наружу при помощи выделительных пор, а на внутреннем конце слепо замкнутой. В громадном большинстве случаев внутренние концы этих каналов снабжены особыми терминальными клетками с мерцательным аппаратом, служащим для продвижения жидкости в системе каналов. Протонефридии характеризуют собой преимущественно низших червей (*Platodes*, *Rotatoria*, *Acantoccephala*, *Nemertini*, *Camptozoa*, *Kinorhyncha*). Здесь они общераспространены и типично развиты. Кроме того они встречаются спорадически и у дру-

гих форм, чаще в личиночном (Polychaeta, Mollusca), реже во взрослом (многие Polychaeta, Priapulida) состоянии. Протонефридии могут быть прослежены в несколько измененном виде вплоть до Ascania (Amphioxus).

Терминальные органы

Типичные протонефридии (рис. 298). В самом простом случае (Turbellaria) каналы ветвисты и каждая веточка замыкается терминальной клеткой, которая своими радиально расходящимися отростками вступает в тесную связь с окружающими клетками мезенхимы. Клетка внутри как бы выдолблена, причем ее полость продолжается в капиллярный канал, который затем впадает в одну из более крупных ветвей канальной системы. В плазме клетки на своде ее полости имеется крупное ядро, а от свода вдается в капиллярный каналец мерцательный аппарат клетки, или «мерцательное пламя».

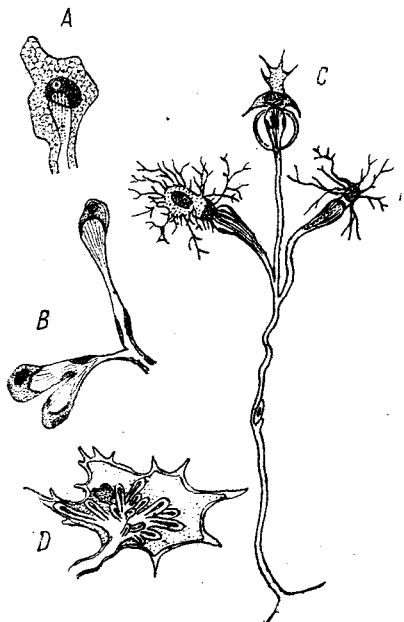


Рис. 298. Терминальные клетки. A — *Rhabdocoela*; B — *Geonemertes chalicophora*; C — *Taenia crassicollis*; D — *Amphilina foliacea*.

Форма терминальной клетки. У животных паренхиматозных эта клетка обычно снабжена расходящимися во все стороны отростками, напоминающая соседние клетки паренхимы. Подобная форма клетки не есть что-либо ей специфически присущее. Мы имеем здесь, повидимому, случай уподобления данного элемента окружающим клеткам мезенхимы, и только. Упомянутый тип клеток мы встречаем у Turbellaria (кроме Acoela и паразити-

ческих Rhabdocoela, у которых выделительная система вовсе отсутствует), у Trematodes, Cestodes и части Nemertini. У Rotatoria, где протонефридии лежат свободно в первичной полости тела, наружная поверхность терминальной клетки лишь в редких случаях обладает радиальными отростками, которые здесь служат в виде подвесочных нитей для терминального аппарата (*Apsilus vorax* по Gast, 1900). Гораздо чаще клетки принимают у Rotatoria округленные контуры, причем иногда (*Asplanchnopus*, *Asplanchna* по Shephard, 1899) от ее свободной поверхности отходят один — два подвижные жгутика. Назначение их — вызывать токи окружающей жидкости, облегчающие осмотический обмен между жидкостью полости тела и выделительной системой. Округлой формой обладают и терминальные клетки у Kamptozoa и личинок Mollusca, а также клетки измененных протонефри-

дней у вторичнополостных червей. Итак, форма терминальной клетки есть функция окружающей ее среды.

Расположение терминальных клеток. Большинство клеток разбросаны в беспорядке и поодиночке, однако у *Nemertini* (*Geonemertes* по Böhmig) они расположены по две (рис. 298, B), а у большинства *Cestodes* мы находим букеты (рис. 298, C), состоящие из трех клеток (Widde, 1902). Подобная аккумуляция терминальных клеток идет еще дальше у целомических червей.

Мерцательный аппарат состоит обычно из целого пучка длинных ресниц или жгутиков, основание которых прикреплено к базальным телцам. Совокупность жгутиков есть мерцательное пламя, совокупность базальных телец — базальная пластинка. У многих *Rotatoria* все реснички пучка сидят в один ряд и, сливаясь друг с другом краями, образуют одну продольно исчерченную треугольную пластинку, которая делит просвет капилляра на две половины. Образование этой пластинки живо напоминает ундулирующие мембраны инфузорий или гребные пластинки *Stenophora*. Склеивание ресниц в пластинку ведет к усилению их действия — пример интенсификации функций.

Нередко наступает усложнение мерцательного аппарата. У некоторых *Nemertini* (*Stichostemma* по Böhmig, 1898) каждый аппарат имеет двойную базальную пластинку, а клетка имеет два ядра (результат недоведенного до конца деления клетки). У *Amphilina* (Hein, 1904) и у немногих обладающих выделительной системой *Acanthocephala* (Kaiser, 1892; Щепотьев, 1908) каждая из терминальных клеток (у скребня *Macracanthorhynchus* их всего три в каждом протонефридии) сильно увеличивается в размерах и снабжена не одним, а многими пучками ресниц, вдающимися каждый в самостоятельную выемку терминальной клетки (рис. 298, D); у *Macracanthorhynchus* таких пучков около трехсот. Любопытные отношения наблюдаются у *Dicrocoelium lanceatum* (по Bugge), где два широкие выводные канала на своих внутренних концах заканчиваются плазматической массой с значительным числом пучков ресниц.

Капиллярный каналец представляет собой продолжение терминальной клетки и имеет вид очень тонкостенной внутриклеточной трубочки. Обычно он не обнаруживает особой дифференцировки, однако у *Cestodes* и *Trematodes* в нем есть кольцевое утолщение, или валик. По Ortmann, это гомогенное колечко, по Bugge же валик состоит из венчика булавовидных параллельных оси каналца палочек. Бутниг в тонких концевых веточках протонефридиальной системы нашел залегающую в стенке канала спиральную нить, вероятно эластического характера, очень напоминающую собой спиральную нить трахей насекомых.

Измененные протонефридии встречаются у *Polychaeta* и *Priapulida*. Впервые Goodrich обнаружил у многих *Polychaeta* и *Archiannelides* замкнутую по направлению к полости тела выделитель-

ную систему. Сегментарные органы таких форм заканчиваются слепо либо одной головкой (*Dinophilus*, рис. 299, *Eulalia*), либо несколькими лопастями, или короткими ветвями. На этих концевых отделах каналов располагаются клетки, гомологичные терминальным, но носящие здесь специальное название соленоцитов. В самом простом случае каждый соленоцит имеет вид булавки с толстой головкой, воткнутой в слепой конец канала. Головка булавки изображает собой грушевидную клетку соленоцита и содержит ядро. От клетки отхо-

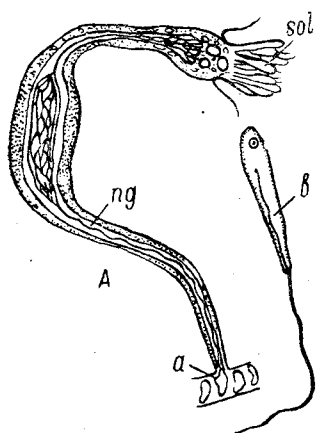


Рис. 299. *Dinophilus* (Archannelides). А — общий вид нефридия третьей пары; Б — отдельный соленоцит.

sol — соленоциты; ng — канал нефридия; а — вакуоли в наружном эпителии (по Ширеру).

дит тонкая трубочка (стержень булавки), которая отвечает капиллярному каналу Platodes. Трубочка вдается своим концом в просвет сегментарного органа. От поверхности соленоцита, обращенной к просвету трубочки, в просвет последней торчит длинный жгутик; это гомолог мерцательного пламени. Так дело обстоит у *Dinophilus*, *Phyllodocidae*, *Goniadidae*. Соленоциты целыми гроздьями сидят на концах каналов.

Усложнения соленоцитной системы сводятся, главным образом, к упрочнению положения соленоцитов, что достигается разными путями. Путь первый (*Eulalia viridis*, рис. 300): основные части трубочек тесно сближенных соленоцитов соединяются между собой при помощи тонкой, прозрачной мембраны. Путь второй (*Glycera*): соленоциты конвергируют своими головками по две — пять и тесно спаиваются, образуя общую плазматическую массу, опирающуюся на две — пять полых ножек. Путь третий (*Nephthys*, рис. 300,

301): соленоциты располагаются на вершине сегментарного органа в два ряда, причем головка каждого соленоцита нагибается к стенке канала, на котором он сидит, и сливается с ней; ножка соленоцита принимает вследствие этого вид подковы, смотрящей выпуклостью прочь от сегментарного органа. Интересны некоторые конвергенции в строении соленоцитов с таковыми терминальных клеток Platodes. По Goodrich (1900), у личинки *Polygordius* конец протонефридия замыкается одной терминальной клеткой, от которой отходят многочисленные плазматические конусы, пронизанные каналом с одним жгутиком и соединенные перепонкой. Здесь, таким образом, имеется один соленоцит с многими раздельными жгутиками подобно тому как у *Amphilina* одна терминальная клетка снабжена многими ресничными пучками. У *Eulalia* и некоторых других Polychaeta от конца канала, на котором сидят соленоциты, отходят в целом бьющие жгутики, как у Rotatoria.

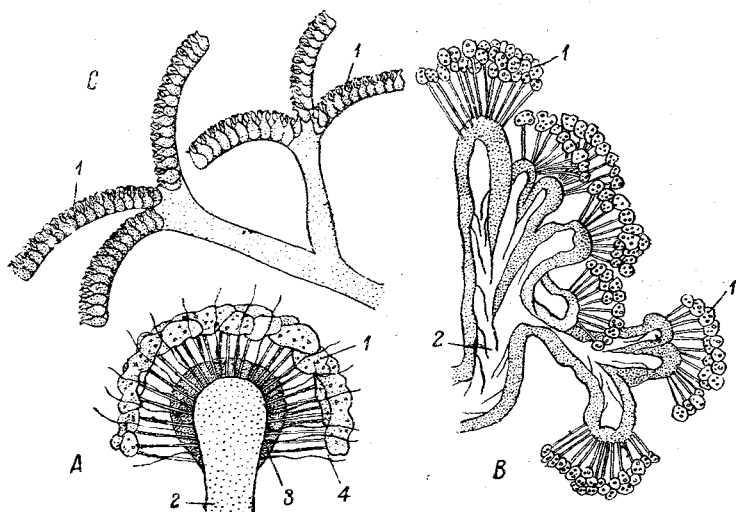


Рис. 300. Протонефридии Polychaeta в своих концевых отделах. А — *Eulalia viridis*; В — *Phyllodoce paretii*; С — *Nephthys hombergi*.

1 — солёноциты; 2 — нефридиальный канал; 3 — мембрана, связывающая основание солёноцитов у *Eulalia*; 4 — ягутики, торчащие в полости тела от головки нефридия у *Eulalia* (из К ю н е н т а л я).

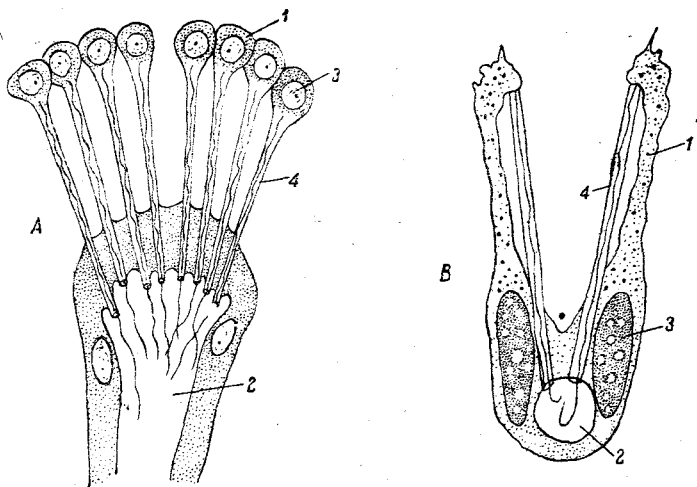


Рис. 301. А — *Phyllodoce paretii*, конец одной из ветвей протонефридия с солёноцитами; В — *Nephthys scolopendroides*, поперечный разрез через ветку нефридия с солёноцитным аппаратом.

1 — солёноциты; 2 — нефридиальный канал; 3 — ядро солёноцита; 4 — трубочка солёноцита (по Р у д р и ч у).

Выводные протоки

Говоря о выводных протоках, мы можем при их описании характеризовать и общее расположение протонефридиальной системы у различных групп животных. Проще всего устройство в личиночном возрасте.

Ларвальные органы. Этот тип встречается у личинок *Platodes*, с одной стороны, у личинок целомических червей и моллюсков с другой. Во взрослом состоянии тип этот представлен лишь у *Endoprocta* и *Gastrotricha*.

Это два короткие прямые стволика, стенки которых образованы очень небольшим числом клеток. Каналы прямые или лишь слегка

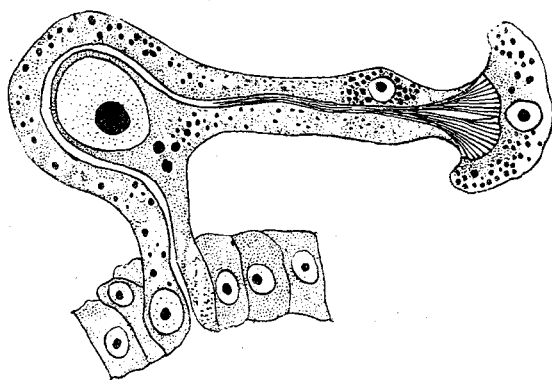


Рис. 302. Личиночный протонефридий *Limax*.

изогнутые. Слепой конец каждого канала замкнут обычно одной терминальной клеткой [мирацидий *Fasciola*, зародыш *Basommatophora* (рис. 302), *Dreissensia*, молодая трохофора *Polygordius*, *Endoprocta*]. В других случаях на конце канала имеется несколько соленоцитов (*Limax*, актинотроха). Выходные концы обоих каналов *самостоятельно* открываются наружу. Только у *Endoprocta*

наружные концы сливаются воедино. У *Gastrotricha* имеется пара совершенно самостоятельных извитых каналов, каждый с единственной продолговатой терминальной клеткой.

Дефинитивные органы. Общая схема строения протонефридиев *Rhabdosoela* составляет продолжение развития ларвальных органов. Это два длинные утончающиеся кпереди канала, которые передними концами загибаются далеко назад. Каждый канал сообщается с внешней средой самостоятельным отверстием; каналы снабжены многочисленными побочными веточками с терминальными клетками на концах (*Olisthanella*, *Gyratrix*). Однако чаще всего общие протоки *Rhabdosoela* коротки, имеют поперечное расположение и посылают от себя каждый по две главные ветви — одну вперед, другую назад (*Phaenocora*, рис. 303, *E* и др.). Таким путем получается тетрамерное расположение главных ветвей. В отдельных случаях (*Plagiostomum letani*, рис. 303, *A*) происходит очень частое с протоками разных органов явление; оба протока, вытянутые во всю длину тела, сливаются на заднем конце в одну экскреторную пору. Наконец у некоторых *Rhabdosoela* имеется вообще один только выделительный ствол, начинающийся выделительной порой на заднем полюсе тела, идущий

вперед до головного полюса и утончающимся слепым концом своим снова заворачивающий назад. Характер распределения боковых веточек и терминальных органов системы у *Rhabdosoela* недостаточно изучен.

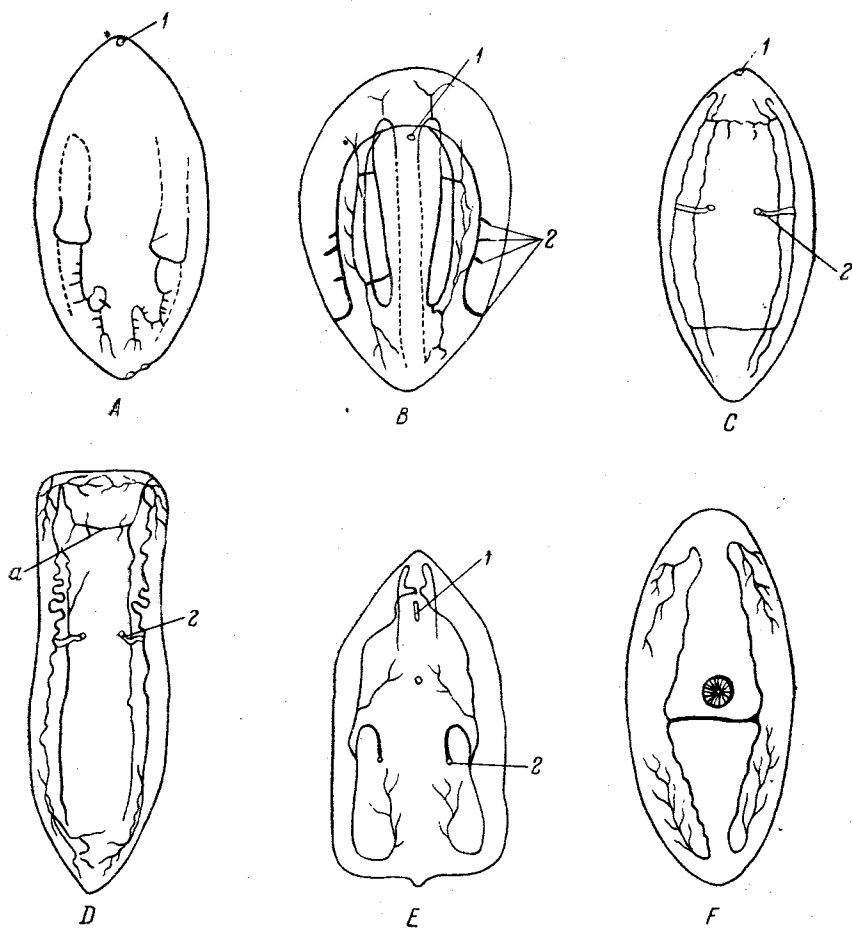


Рис. 303. Схемы строения протонефридиев у *Alloeocoela* и *Rhabdosoela*. А — *Plagiosomum lemani*; В — *Baicalarectia gulo*; С — *Prorhynchus stagnalis*; D — *Geocentrophora baltica*; E — *Phaenocora stagnalis*; F — *Rhynchomesostoma rostratum*.

1 — рот; 2 — выделительные отверстия. Видны главные продольные стволы, их ветви и главные комиссуры (а) между стволами (по Фридману).

Triclada (рис. 304), по сравнению с *Rhabdosoela*, обнаруживают умножение числа продольных стволов выделительной системы. Уже среди *Rhabdosoela* есть формы (*Prorhynchus stagnalis*, рис. 303, С), где с каждой стороны тела имеется два продольных ствола, причем

вперед все четыре ствола соединены тонкой поперечной комиссурой. У *Triclada* присутствие всего двух стволов является редкостью (*Bdellouridae*), обычно же имеется две — четыре пары стволов (спинных и брюшных), нередко связанных поперечными комиссурами, так что получается настоящая канальная сеть. Для *Polyclada* известно лишь, что в паренхиме распространена сложная сеть экскреторных

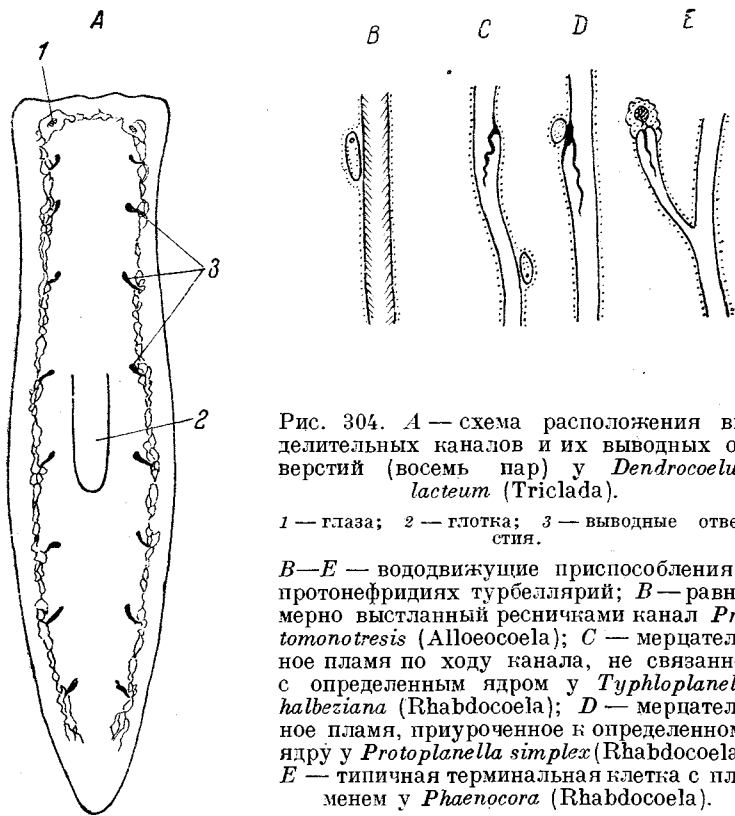


Рис. 304. А — схема расположения выделительных каналов и их выводных отверстий (восемь пар) у *Dendrocoelum lacteum* (*Triclada*).

1 — глаза; 2 — глотка; 3 — выводные отверстия.

В—Е — вододвижущие приспособления в протонефридиях турбеллярий; В — равномерно выстланный ресничками канал *Protonotresis* (*Allocoecoela*); С — мерцательное пламя по ходу канала, не связанное с определенным ядром у *Typhloplanella halbeziana* (*Rhabdocoela*); D — мерцательное пламя, приуроченное к определенному ядру у *Protoplanella simplex* (*Rhabdocoela*); Е — типичная терминальная клетка с пламенем у *Phaenocora* (*Rhabdocoela*).

каналов, но более точное распределение их не выяснено. В положении выводных отверстий царит большое разнообразие. У *Triclada* и *Polyclada* оно обычно велико, а в отдельных случаях достигает нескольких сот (*Planaria polychroa*), причем они могут находиться и на спинной, и на брюшной сторонах. В связи с несколько метамерным расположением ряда внутренних органов у *Procerodes lobata*, отверстия у этой формы довольно постоянно располагаются в двадцать четыре пары. У *Dendrocoelum lacteum* число пар отверстий равно восьми, у некоторых других видов оно кратно восьми. Нередко констатируется довольно ясное соотношение между числом пор и боковых отростков кишечника.

Для Trematodes и Cestodes прототипом может служить система *Plagiosotomum lemani* из двух кзади сливающихся продольных стволов. Однако у Monogenea план строения, по нашему мнению, еще более примитивен, ибо выделительные стволы их на всем протяжении остаются парными и открываются наружу у переднего конца тела двумя отверстиями. У Trematodes Digenea, начиная со стадии церкарии, оба канальца (у мирацидия парные) сливаются назад вместе и открываются одной порой, причем задний отдел их непарного участка обыкновенно дифференцируется в сократимый мочевой пузырь. При слиянии обоих каналов на большем протяжении получается длинный непарный ствол, как у *Fasciola hepatica*.

В редких случаях число главных стволов превышает одну пару.

От главных стволов отходят побочные ветви, число которых и даже число и расположение сидящих на них терминальных клеток весьма постоянны. Признак этот приобретает в настоящее время все большее значение в систематике сосальщиков. Cort (1917) первый показал, что церкарии и взрослые трематоды с одинаковым узором из терминальных клеток принадлежат к одинаковым семействам. Потом Sewell (1930), Szidati Faust (1932) расширили наши познания в этой области. Sewell устанавливает расположение терминальных клеток для многочисленных церкарий, распределяя их в группы и указывая, что в каждой группе можно наметить эволюционный ряд от простого к сложному. Целые семейства характеризуются определенным узором терминальных клеток. Этот узор выливается для каждого семейства в формулу. Для каждой стороны тела в формуле указываются последовательно главные побочные ветви продольных стволов, причем в скобках для каждой ветви намечается одиночное или групповое расположение терминальных клеток, а в виде показателя степени обозначается над скобкой, сколько раз повторяется на данной ветви та или иная комбинация терминальных клеток. Так, у *Gasterostomata* формула для обеих сторон тела такова: $2[(1)^n + (1)^n]$, причем цифра 1 показывает единичное расположение терминальных клеток. Формула *Aspidogastriidae* (рис. 305, B) изображается: $2[(3)^4 + (3)^4 + (3)^4]$, т. е. с каждой стороны имеется три побочных ветви и каждая ветвь несет четыре комбинации, состоящие из букета в три терминальных клетки каждая. Формула семейства *Alariidae* изображается так: $2[(6+6) + (6+6) + (6+6) + (6+6) + (6+6) + (6+6)]$, *Microphallidae* — $2[(2+2) + (2+2)]$.

В пределах класса Cestodes особое положение занимают Cestodaria (*Amphilina*, *Gyrocotyle*). У них главные продольные выделительные стволы отсутствуют, и протонефридиальная система состоит из залегающей в периферической паренхиме сложной сети каналов разного калибра, которые у *Amphilina* открываются обычным для ленточных червей способом — непарной порой на заднем конце тела. Здесь канальная система впадает в небольшой мочевой пузырь, а уже этот последний сообщается с внешним миром. У *Gyrocotyle* имеются две своеобразные черты. Во-первых, все каналы более

крупного калибра по одной своей стороне усажены внутри густым бордюром из длинных бьющих ресниц. Во-вторых, экскреторная система обладает двумя отверстиями, лежащими недалеко от

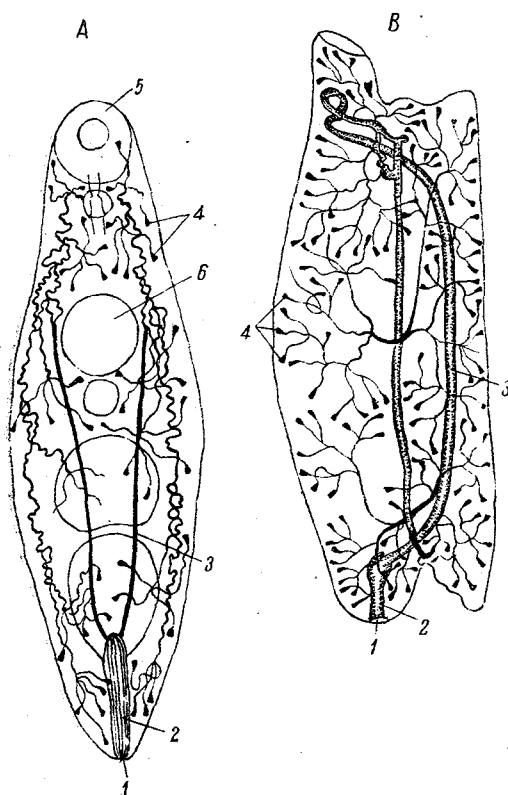


Рис. 305. Выделительная система Trematodes. А — *Allocreadium isoporum* со спинной стороны; В — *Aspidogaster conchicola* (сбоку).

1 — выделительное отверстие; 2 — мочевой пузырь; 3 — главные каналы выделительной системы; 4 — концевые звездчатые клетки с меристемальным пламенем; 5 — ротовая присоска; 6 — брюшная присоска (А — по Лооссу, В — по Фаусту).

заднего полюса животного. Парность выделительных отверстий напоминает Monogenea и говорит в пользу мнения Быховского, который выделяет *Gyrocotyle* из Cestodaria и ставит их ближе к Trematodes Monogenea. Таким путем класс Cestodes приобретает большую однотипность.

У Cestodes в узком смысле слова имеется два продольных боковых выделительных канала (рис. 306). Они начинаются на заднем конце стробилы, пробегают по спинной стороне животного вперед вплоть до сколекса, заггибаются здесь назад и возвращаются к заднему концу, где соединяются в общий мочевой пузырь с непарным экскреторным отверстием. Кроме того между брюшными (а иногда и между спинными) коленами обоих стволов у задней стенки каждого членика образуются поперечные комиссуры. Впрочем у Pseudophyllidea комиссур нет, а в периферической паренхиме имеется сеть каналов, открывающихся в продольные стволы.

Иногда способ сообщения каналов с внешней средой

несколько изменяется. Так, у некоторых Tetraphyllidea (*Proteocephalus ambloplitis*, *Ophiotaenia flava*) брюшные стволы вместо мочевого пузыря образуют в заднем членике сплетение, которое сообщается с внешней средой несколькими отверстиями (рис. 307). Своеобразную черту части Tetraphyllidea и Tetrarhynchidea и немногих Pseudophyllidea образуют также так называемые вторичные отверстия (foramina secundaria). У ряда форм на протяжении брюшных главных стволов от них отходят побочные каналы, открывающиеся мелкими порами наружу.

Чаще всего они имеются в проглоттидах, гораздо реже (например у *Proteocephalus torulosus*) — только в сколексе и шейке. Число вторичных отверстий в членике может быть большим, иногда же ограничивается двумя.

Nemertini обладают протонефридиальной системой, напоминающей некоторых типичных Platodes, а именно отчасти Rhabdocoela, отчасти Triclada. Они имеют обычно два сравнительно коротких боковых канала, которые сообщаются с внешней средой одним или значительным числом (до 100) коротких поперечных канальцев (рис. 308). Продольные каналы не заходят обычно назад далее середины тела (кроме *Prostoma obscurum*, *Stichostemma*, *Geonemertes*, где стволы проходят вдоль всего тела). Главные стволы протонефридиев снабжены многочисленными побочными ветвями. От ветвей отходят группы терминальных клеток. Ветви нефридиев тесно оплетают продольные кровеносные сосуды, а терминальные клетки их глубоко внедряются в стенки сосудов, чем облегчается осмотический обмен между кровеносной и выделительной системами. Аберрантные отношения наблюдаются у *Geonemertes* и *Stichostemma*, где единственный вначале протонефридиальный ствол каждой стороны с возрастом распадается на множество (до нескольких тысяч) самостоятельных протонефридиев. У рода *Baseodiscus* часть протоков протонефридиев впадает в переднюю кишку, а не открывается наружу.

Общее о Platodes. Несмотря на довольно сильную изменчивость, протонефридиальная система плоских червей дает довольно стройную картину постепенного развития. Прежде всего является вопрос, какой из двух распространенных у них типов системы считать более примитивным (не простым, а примитивным) — диффузный или локализованный? Нам думается, что диффузный тип выделительного сплетения Polyclada больше всего может претендовать на примитивность. В пользу этого говорит, с одной стороны, примитивность диффузного типа строения во многих других системах органов, с другой стороны, — менее выраженная в сплетении билатеральность диффузной системы и, в-третьих, несомненная, по нашему мнению, связь Polyclada с Stenophora, т. е. с низшими формами Metazoa. Эта связь заставляет ожидать у низших Bilateria следов радиальности строения выделительной системы. Вот почему мы рисуем себе эволюцию экскреторной системы Platodes так: неправильное спле-

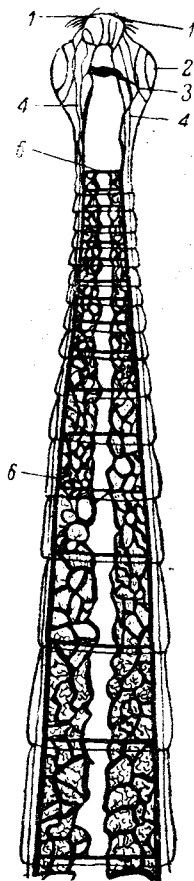


Рис. 306. Выделительная и нервная системы сблитера.

1 — крючки; 2 — присоски; 3 — головной ганглий; 4 — боковые нервные стволы; 6 — поперечные перемычки между двумя боковыми стволами выделительной системы. Видна густая сеть веточек выделительной системы (из Шимкевича).

тение с многочисленными, беспорядочно разбросанными порами (Polyclada) → переход к системе нескольких анастомозирующих стволов с неправильным, но более или менее рядовым расположением экскреторных пор (Triclada) → уменьшение числа стволов до двух пар, но чаще до двух с двумя независимыми порами (большинство Rhabdocoela, Monogenea, Gyrocotyle) → слияние обоих стволов (полное, чаще частичное) воедино с образованием единственной выделительной поры и мочевого пузыря (Trematodes, Cestodes). образо-

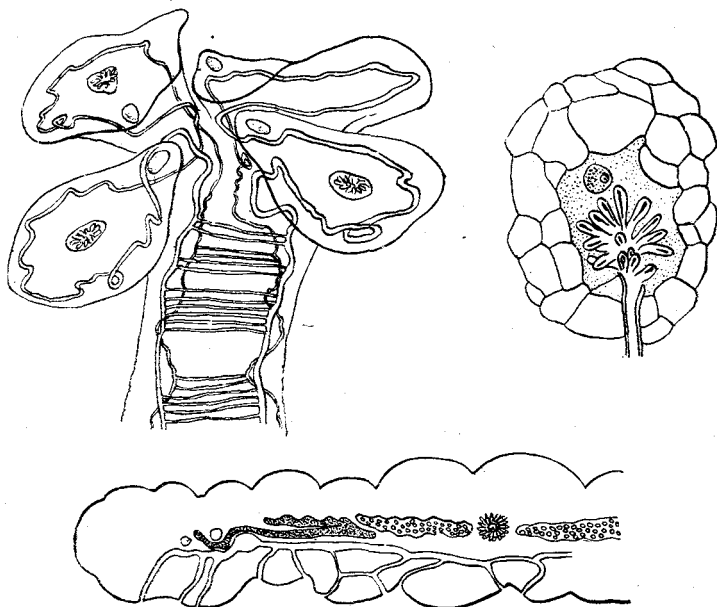


Рис. 307. Слева — система выделительных каналов в головке и начале цепочки *Orygmatobothrium versatile* (Tetraphyllidea). Справа — группа жгутиковых пучков выделительной системы *Amphilina*. Внизу — часть поперечного разреза через членик *Corallobothrium solidum*; под половыми железами виден поперечный канал с многочисленными вторичными наружными отверстиями.

вание *foramina secundaria* есть явление вторичное. Близкие во многих отношениях к плоским червям *Nemertini* обнаруживают эту близость и в строении экскреторной системы. Оно ближе всего напоминает *Triclada*, но имеет ли оно действительно примитивный или лишь конвергентный характер, пока сказать трудно.

У ряда других низших червей выделительная система вступает в более или менее тесную связь с половой. Очень тесна эта связь у *Acanthocephala*. Громадное большинство скребней утратило экскреторный аппарат, который сохранился лишь у сем. *Gigantorhynchidae* (рис. 309). Лучшее всего он известен у *Macracanthorhynchus hirundinaceus* из свиньи. Выделительный аппарат состоит из пары мелких протонефридиев, протоками своими соединяющихся и открывающихся со спинной стороны у самки в начало матки, у самца — в на-

чало семеневыводящего канала. Каждый протонефридий имеет вид кустика с многочисленными короткими полыми и слепыми ветвями. Стенки кустика образованы синцитием из трех крупных клеток, а внутри каждой ветви синцития имеется, как уже сказано выше, отдельное мерцательное пламя. При 37° С пламя производит 90—108 биений в минуту.

Своеобразный класс Priapulida, по представлениям некоторых авторов, находится в родственных отношениях со скребнями. Это толкование базируется отчасти на строении выделительной системы, тесно связанной с половым аппаратом. Самцы и самки Priapulida имеют по две вытянутые в длину колбасовидные гонады, одним своим краем подвешенные при помощи мезентерия в полости тела. По другому краю гонады, обращенному к полости тела, пробегает семепровод или яйцевод, который открывается наружу на заднем полюсе животного. Вдоль значительной части полового протока сидит ряд маленьких кустистых протонефридиев (рис. 310, А), причем, по данным М о л ч а н о в а (1908), каждый кустик состоит из многочисленных терминальных клеток, построенных по типу солончатиков, впадающих в небольшой общий каналец, открывающийся, в свою очередь, в половой проток.

Rotatoria обнаруживают гораздо более слабую связь выделительной системы с половой: протонефридии совместно с половыми путями и с задней кишкой открываются в общее впаивание стенки тела, называемое клоакой. Коловратки имеют пару протонефридиев, впадающих в сократительный мочевой пузырь, сообщающийся с клоакой. Нефридии в виде длинных более или менее извитых каналов располагаются по бокам кишечника в первичной полости тела (рис. 311). Каждый протонефридий состоит из начальной капиллярной части, на которой сидят четыре — пятьдесят терминальных клеток, и из конечного отдела, или железистого канала, в который впадает капилляр. Стенки

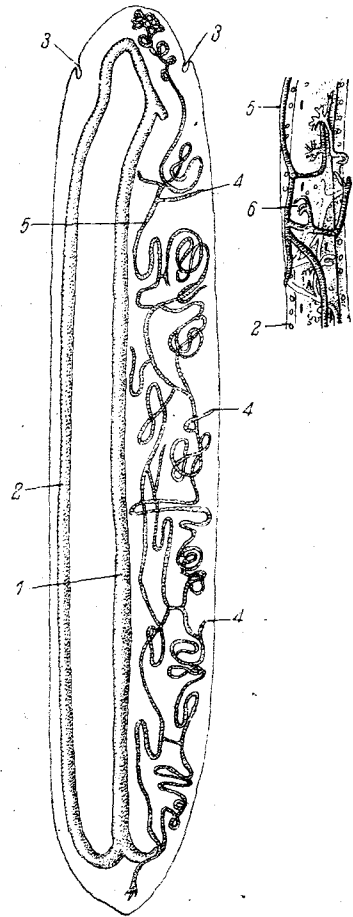


Рис. 308. *Stichostemma graecense*, молодой экземпляр. Кровеносные сосуды и первичный протонефридий правой стороны тела; справа — *Drepaphorus spectabilis*, часть бокового сосуда, оплетаемая разветвлениями протонефридиев.

1 — спинной сосуд; 2 — боковой сосуд; 3 — головные щели; 4 — выделительные поры; 5 — нефридияльный канал; 6 — клетки с мерцательным пламенем (по Бемигу и по Бюргеру).

выделительных каналов обычно окружены содержащим несколько ядер клеточным синцитием. На внутренней стенке железистого канала Н I a v а наблюдал местами реснички, служащие для продвижения содержимого к выходному отверстию.

Количество терминальных клеток зависит отчасти от размеров животного. Так, в роде *Asplanchna* число терминальных клеток возрастает с четырех до пятидесяти параллельно с увеличением размера отдельных видов. Тонкостенный мочевой пузырь образован синцитием из небольшого числа клеток и охвачен мускульной сеточ-

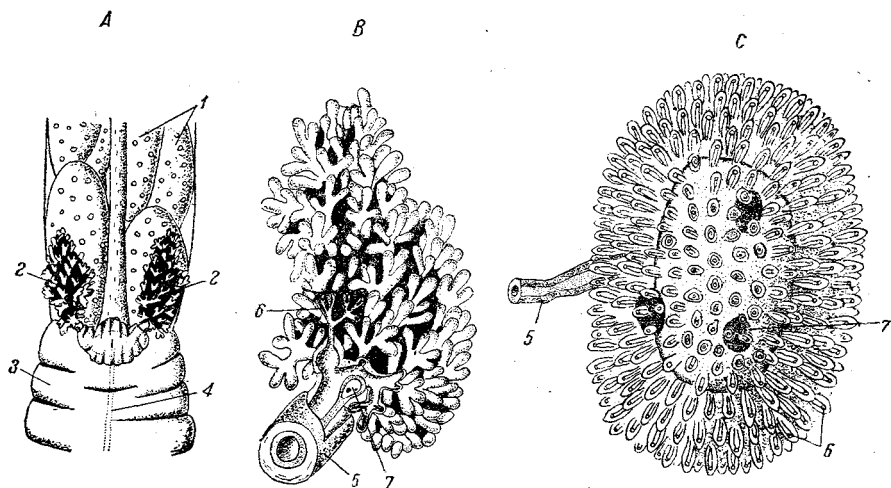


Рис. 309. Протонефридии Acanthocephala. А — участок мужского полового аппарата *Hamanniella microcephala* с протонефридиями (2); В — протонефридий *Hamanniella* при большем увеличении; С — протонефридий *Oligacanthorhynchus taenioides*.

1 — цементные железы; 2 — семенозвергательный канал; 3 — экскреторный канал; 4 — выводящий канал; 5 — отдельные головки протонефридия с мерцательным пламенем; 6 — ядра стенок протонефридия (А и В по Килману, С — по Мейеру).

кой, которую дает одна разветвленная двуядерная мышечная клетка. Пузырь сокращается очень часто (до четырех раз в минуту). Принимая вместе с тем во внимание иногда очень крупные размеры пузыря (до $\frac{1}{125}$ объема всего тела у самок *Asplanchna*) можно сказать, что процессы экскреции у коловраток идут очень интенсивно. У карликовых самцов многих коловраток протонефридии более или менее сильно редуцированы.

Общее о протонефридиях

Итак, мы видим, что среди беспозвоночных протонефридии представляют собой органы, которые возникают среди низших червей (Platodes) и, собственно говоря, угасают среди высших Vermes. Кроме червей они удерживаются лишь у личинок некоторых моллюсков. Полная утрата их ракообразными (которые так близки

к кольчатым червям) объясняется, вероятно, сильной хитинизацией этих последних, которая сопровождалась редукцией таких нежных образований как соленокиты. Протонефридии идут по одному из трех путей эволюции. В наиболее простом случае они сохраняют

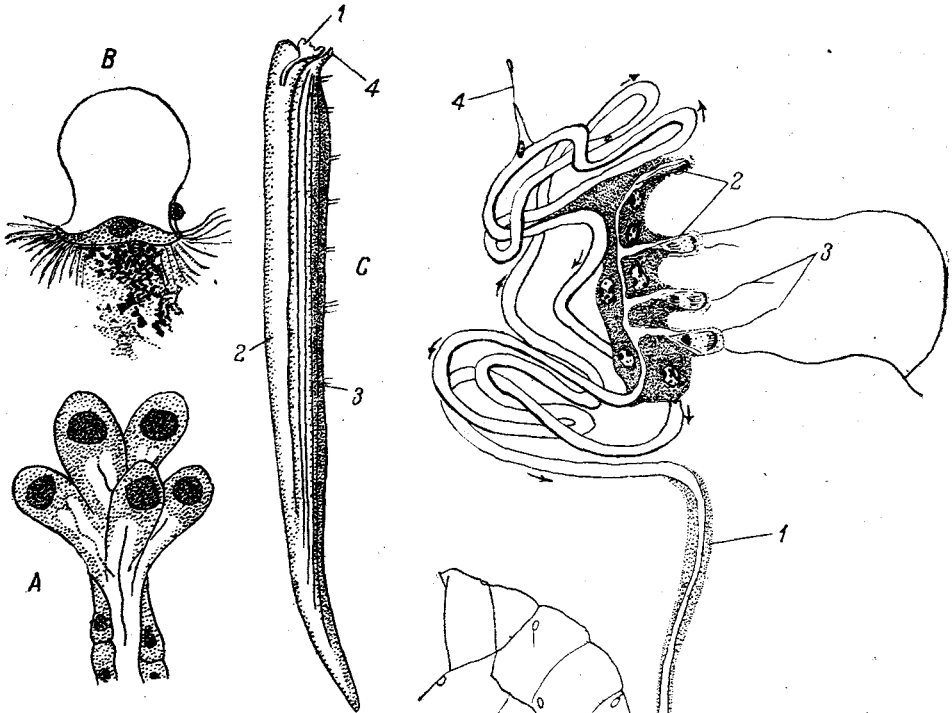


Рис. 310. А — соленокиты *Halocryptus* (Priapulida); В — свободная мерцательная урочка *Sipunculus* с захваченными фагоцитами, нагруженными тушью; С — метанефридий *Phascolion strombi*.

1 — воронка нефридия; 2 — начальное колено; 3 — конечное колено; 4 — выводное отверстие (А — по Молчанову, В — по Метальникову, С — по Брумиту).

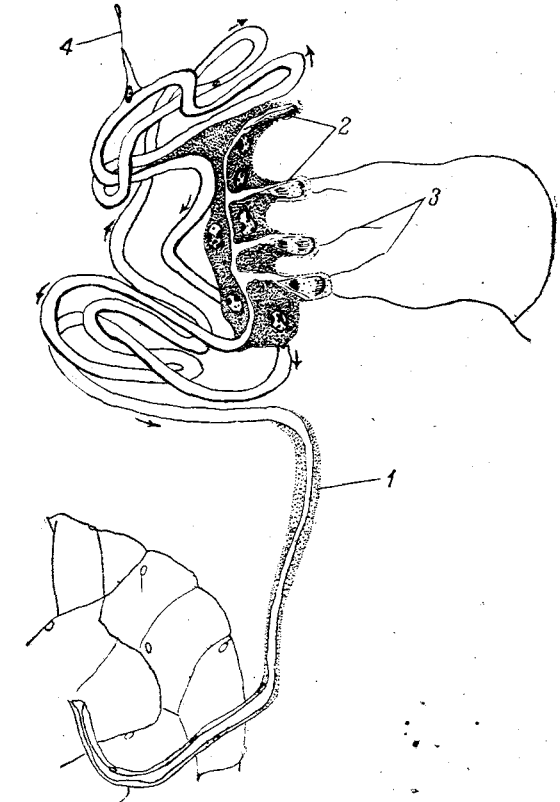


Рис. 311. Протонефридий *Asplanchna*.

1 — канал протонефридия; 2 — терминальные клетки с мерцательным пламенем; 3 — боющие в полость тела жгутики; 4 — подвесочный тяж (из Кюкентал).

полную самостоятельность в качестве особых выделительных аппаратов (Platodes). У другого ряда форм (Rotatoria, Priapulida, Acanthocephala) протоки протонефридиев теряют самостоятельную связь с внешней средой и впадают в половые пути — мы подчеркиваем здесь направление процесса: не половые протоки открываются в канал протонефридиев, но протонефридии — в половые пути. Это изменение отношений, повидимому, быстро приводит к редукции

протонефридиев (исчезновение у громадного большинства скребней, редукция ко времени половой зрелости у Priapulida).

Третья категория животных (Chaetopoda) говорит о том, что у них половые протоки утрачивают независимое сообщение с внешним миром и впадают в протонефридиальные каналы. В данной категории протонефридии или части их удерживаются более долгое время, но подвергаются сильным изменениям, участвуя в образовании следующего типа выделительных органов, а именно метанефридиев, при описании которых нам еще придется вернуться к протонефридиям.

МЕТАНЕФРИДИИ!

Под метанефридиями понимают органы выделения, встречающиеся только у целомических животных, или, по крайней мере, у форм, обладавших ранее типичной вторичной полостью тела. Такое распределение, естественно, вытекает из главного характерного признака метанефридиев: это — каналы, отверстия на обоих концах, причем одно из отверстий сообщает канал с внешней средой, другое — с вторичной полостью тела. Эта типичная картина может испытывать весьма разнообразные изменения. Для понимания генезиса метанефридиев исключительное значение имеют Chaetopoda Polychaeta, с которых мы, поэтому, и начинаем рассмотрение данных выделительных органов.

Метанефридии Annelides

Archiannelides и Polychaeta. Мы уже видели, что у некоторых представителей Polychaeta выделительные органы сохраняют характер видоизмененных протонефридиев, слепо замкнутых по направлению к целому. Однако в тесной связи с развитием целомических полостей у большинства Chaetopoda вырабатывается открытая выделительная система, причем на внутреннем конце каждого выделительного канала дифференцируется небольшое отверстие, усаженное ресничками — нефридиальная воронка, или *нефростом*. Каким образом произошло это изменение экскреторной системы, до сих пор сказать трудно. Некоторые эмбриологические данные говорят за то, что оно могло совершаться простым сбрасыванием соленоцитов (как у актиотрохи — личинки *Phoronis*), и позднейшим прорывом самого конца протонефридиального канала. В других хорошо изученных случаях развития Annelides, именно у *Polygordius*, дело идет иначе. У трохифоры *Polygordius* имеются две пары ларвальных протонефридиев, тогда как во всех новообразующихся туловищных сегментах нефридии развиваются сразу в виде открытых в целом метанефридиальных трубочек. Первая пара протонефридиев гибнет целиком, тогда как вторая часть атрофируется, частью же сливается с передней парой дефинитивных метанефридиев, замыкая их конец. Таким образом у взрослого *Polygordius* имеется первая пара нефридиев замкнутая и все остальные типичные — откры-

тые. Нефридии *Polygordius* могут служить наиболее простым образцом метанефридиев вообще. Это парные каналы, расположенные метамерно по бокам от кишки во всех туловищных сегментах, кроме анального. Каждый канал начинается в одном сегменте небольшим мерцательным нефростомом, пронизывает соседний диссепимент и продолжается в следующем кзади членике в короткий канал, открывающийся в этом сегменте наружу выделительной порой. У другого представителя первичных кольцецов, *Protodrilus* (Pierantoni, 1908), мы имеем у большинства видов такие же короткие каналы. Однако у *P. flavocapitatus* канал нефридия сильно вытягивается и состоит из одного ряда клеток с внутриклеточным просветом (рис. 312). Интрацеллюлярность канала напоминает устройство некоторых отделов протонефридиальной системы и у прочих Chaetopoda встречается очень редко.

Строение метанефридиев усложняется в разных направлениях. Самая обычная форма их (*Scalibregma*, рис. 313, по Ashworth, 1902) такова: длинный петлевидно изогнутый канал, одно колено которого начинается нефростомом, другое заканчивается выделительной порой. Канал у

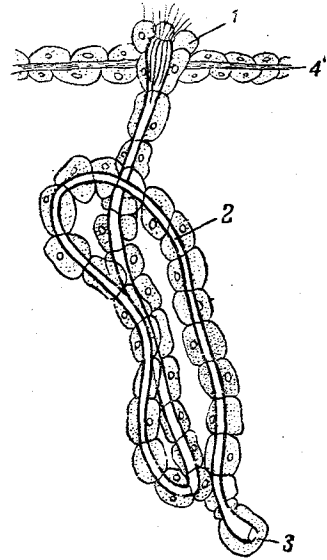


Рис. 312. *Protodrilus flavocapitatus* (Archannelides) — метанефридий с нефростомом (1), нефридиальным каналом (2) и выводной порой (3); 4 — септа между двумя сегментами тела (по Пьерантони).

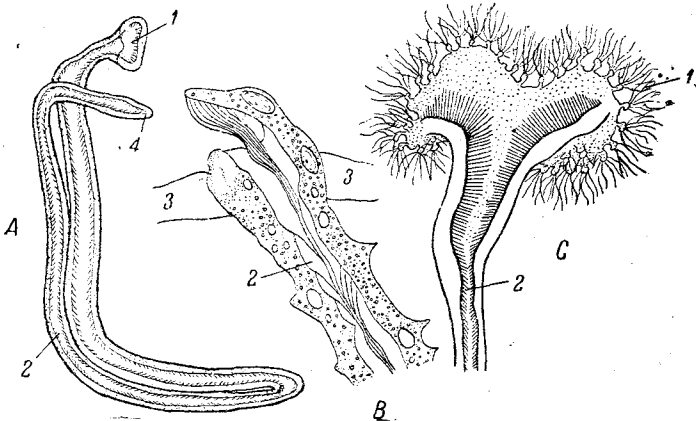


Рис. 313. Метанефридии Polychaeta. А — *Scalibregma inflatum*; В — *Trypanosyllis*, нефростом; С — *Perinereis cultrifera*.

1 — нефростом; 2 — нефридиальный канал; 3 — септа между сегментами; 4 — выводная пора (из Мейзенгеймера).

многих Polychaeta еще более удлиняется, образует извивы, которые, для облегчения экскреции из крови, оплетаются кровеносными сосудами. Нефростом может расширяться, принимая более сложную форму; его наружная поверхность иногда (*Perinereis cultrifera* по F a g e) покрывается бугорками с длинными пучками рес-

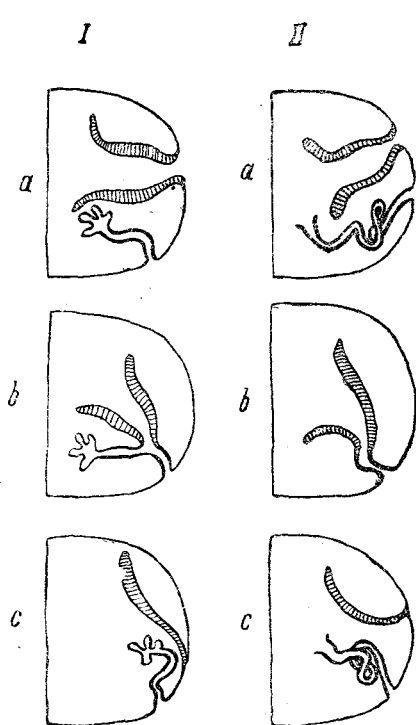


Рис. 314. Диаграмма, объясняющая отношения между протонефридиями, открытыми нефридиями и половыми воронками. I a — гипотетическая ступень с самостоятельными половой воронкой и протонефридием; b — *Phyllodocidae*; c — *Nephtys*. II a — *Dasybranchus caducus*; b — большинство Polychaeta; c — *Nereidae*. Нефридии изображены черным цветом, половые воронки заштрихованы.

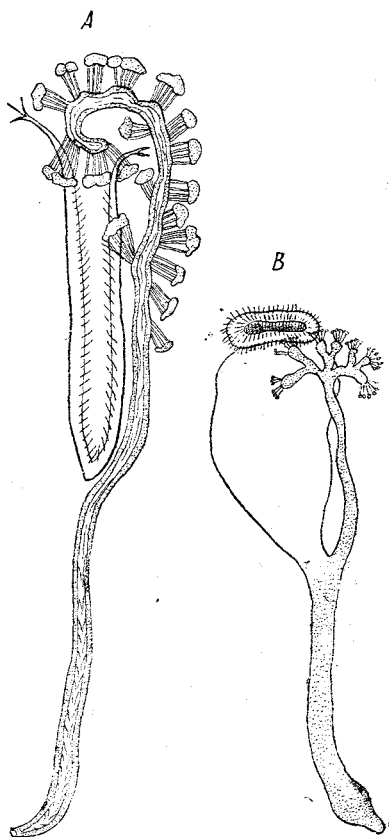


Рис. 315. Нефромиксии Polychaeta. A — *Vanadis formosa*, протонефридий еще неполовозрелой самки с лежащей рядом с ним половой воронкой; B — *Alciopre cantrainii*, нефридий половозрелой самки с приросшей к нему половой воронкой.

ниц (рис. 313, C). Ресницы играют такую же роль, как жгутики, торчащие в целом среди соленоцитов на протонефридиях некоторых Polychaeta (*Eulalia*); их бление усиливает ток полостной жидкости по соседству с нефростомом.

До сих пор мы видели у Polychaeta либо чистые протонефридии (стр. 516), либо чистые метанефридии. Однако у очень многих Poly-

chaeta дело усложняется тем, что во вторичную связь с выделительной системой приходят органы, первоначально ничего общего с ней не имеющие, а именно половые воронки, т. е. половые протоки (рис. 314). У предков Polychaeta, повидимому, имелись одновременно и нефридии, и метамерные короткие каналы с широкой целомической воронкой — половые протоки. Такие отношения сохранились и до сих пор у некоторых Capitellidae (*Dasybranchus*, *Mastobranchus*). У громадного большинства Polychaeta половые воронки утратили свой проток и вступили в связь с нефридиальными каналами, сохраняя свою прежнюю функцию. Эта вторичная связь могла наступать у половых воронок или с протонефридиями, или с уже успевшими сформироваться метанефридиями. Иногда, такое возникновение связи можно наблюдать даже во время индивидуальной жизни животного; у Alciopidae G o o d r i c h нашел, что громадная половая воронка до наступления половой зрелости замкнута слепо и только лежит рядом с протонефридием (рис. 315), но с созреванием половых клеток она открывается в середину нефридиального канала. При этом несущая соленоциты часть канала сохраняет чисто экскреторную функцию, а выводная часть принимает, кроме того, участие при выведении наружу половых продуктов.

Если половые воронки соединяются не с прото-, а с метанефридием, то спайка происходит в области нефростома. Иногда (*Hesion*e, рис. 316, А) связь не особенно тесна, так что мы легко различаем маленький нефростом и громадную надетавку к нему, напоминающую по форме крылатку клена. Это и есть половая воронка, сообщающаяся с нефростомом при помощи мерцательного желобка. В других случаях (*Irma*) внутренний конец нефридиального канала просто занят громадной половой воронкой, а от нефростома не остается следов (рис. 316, В). Так дело обстоит у большинства Polychaeta, причем соответственно с развитием гонад не во всех сегментах,

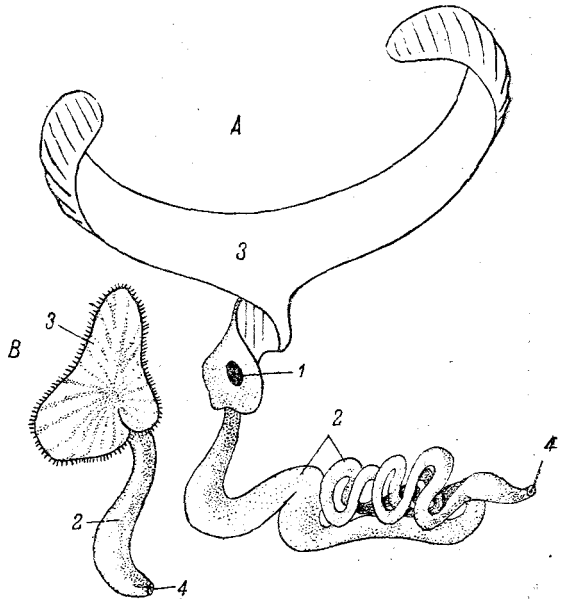


Рис. 316. Нефромиэсии Polychaeta. А — *Hesion sicula*; В — *Irma latifrons*.

1 — нефростом; 2 — нефридиальный канал; 3 — половая воронка; 4 — выводная пора нефридия (из Мейзенгеймера).

такие нефридии в одних члениках несут преимущественно половую, в других преимущественно выделительную функцию. Goodrich предложил назвать такие смешанного происхождения нефридии *нефромиксиями*, которые, как мы видим, могут образоваться на двоякой основе: либо прото-, либо метанефридиев.

Среди сидячих Polychaeta есть примеры, когда слияние половых воронок с нефридиями происходит не во всех сегментах, а только в тех, где имеются гонады.

Присматриваясь к необычайному разнообразию нефридиев у Polychaeta, мы наталкиваемся еще на одно интересное явление, которое можно назвать морфологической (и физиологической) *индукцией особенностей*. Явление состоит в том, что половая воронка, соединяясь с выделительным каналом, заставляет его принять некоторые признаки полового протока, и, наоборот, нефридиальный канал может заставить воронку отчасти изменить свои функции в целях экскреции.

Так, у самцов Spionidae и Syllidae (Fage, 1906) каналы нефромиксиев образуют большие расширения (ампулы), служащие для формирования сперматофоров. У *Macellicephalo violacea* (Wigen, 1907) изменения канала нефромиксиев наступают у обоих полов, но только на протяжении половых сегментов. У самки канал раздувается в круглый пузырь, набитый яйцами (матка), а у самца он образует меньшее расширение, наполненное живчиками (семенной пузырек).

Обратные примеры мы имеем в тех случаях, когда половая воронка не входит в открытое сообщение с каналом протонефридия, а лишь вплотную прилегает к нему, образуя так называемый *цилиарный орган*. У таких червей (*Nephtys*, *Glycera*) выход наружу половых клеток совершается просто через разрывы стенки тела, а цилиарный орган принимает участие в экскреции. Он имеет вид слепого мерцательного мешка, тесно прижавшегося к протонефридиальному каналу. Реснички органа загоняют в слепой мешок набитых экскретами амебоцитов, которые распадаются, разжижаются, а экскреты в таком виде диффундируют через стенки мешка в прилежащий нефридиальный канал.

У многих Polychaeta, в особенности сидячих, наблюдаются явления частичного слияния или редукции выделительного аппарата. Так, у *Lanice conchilega* (Terebellidae) три передние пары нефридиев открываются в два коротких продольных канала, обладающие каждый одной экскреторной порой; четыре задние пары нефридиев *Lanice* впадают тоже в два собирательные канала, но еще с четырьмя порами каждый (рис. 317). У многих Sedentaria количество нефридиев уменьшается и иногда низводится даже до двух или до одной пары. При этом, у Terebellidae в переднем отделе тела нефридии чисто экскреторны, с маленьким нефростомом и сильно извитым выделительным каналом. Наоборот, в генитальной области, далее назад, каналы отступают на второй план, а воронка (очевидно половая) приобретает громадное развитие (то же у Cirratulidae, Serpuli-

dae, Hermellidae). Fauvel (1897) указывает для *Ampharete grubei* всего две пары нефридиев; передняя — чисто экскреторная, а задняя — мешковидная, снабжена громадной воронкой и служит только для выведения половых клеток.

Изображенная нами картина отношений выделительного аппарата у Polychaeta выяснена преимущественно многолетними трудами Godrich, представлением которого она и соответствует. Имеются и другие концепции эволюции нефридиев у Annelides, но серьезное значение среди них имеет лишь субституционная теория Meuer. По этой теории все метанефридии относятся к категории нефромиксий и состоят из протонефридиального канала и спаявшейся с ним половой воронки. В тех же случаях (некоторые Polychaeta, все Oligochaeta), где наряду с (открытыми) метанефридиями имеются и половые воронки, последние представляют собой новообразование. Такое предположение, однако, не вяжется с общепринятой картиной развития отдельных семейств Polychaeta и не может претендовать на общее значение.

Oligochaeta. Нефридии громадного большинства Oligochaeta — типичные метанефридии. Они более однообразны, чем у Polychaeta. Нефростом их сохраняет небольшие размеры и сравнительно простое устройство, тогда как канал может необычайно вытягиваться и давать систему сложных петель. Ближе всего к нефридиям Polychaeta стоят таковые Oligochaeta Limicola (например *Pachydrilus sphagnetorum*), где они повторяют схему строения *Protodrilus flavocapitatus*. Канал имеет на значительном протяжении внутриклеточное положение. У некоторых Limicola наступает частичная редук-

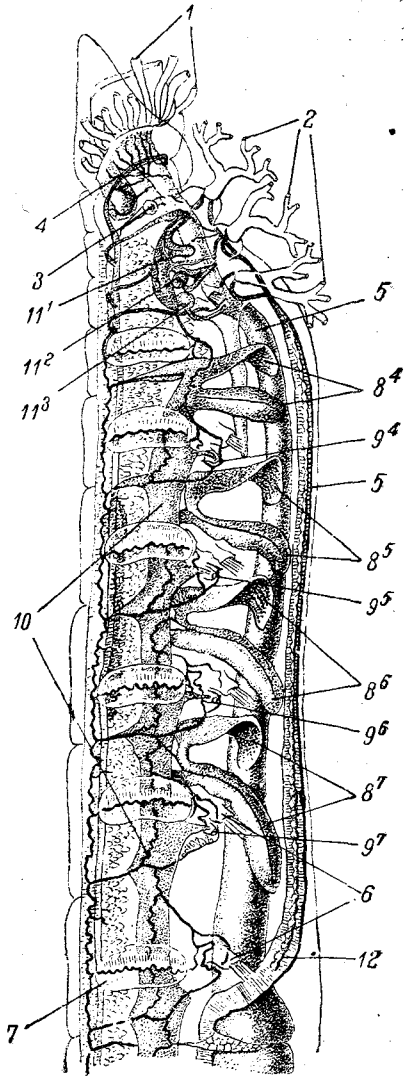


Рис. 317. *Lanice conchilega*, передний конец с левой стороны.

1 — глотка; 2 — жабры; 3 — желудок; 4 — глоточный мешок; 5 — пищевод; 6 — спинные пучки щетинок; 7 — брюшные щетки со щетинками; 8¹—8⁷ — нефридии IV—VII сегментов; 9¹—9⁷ — их выводные отверстия; 10 — длинный общий участок слившихся нефридиев IV—VII сегментов; 11¹—11³ — передние три пары нефридиев; 12 — спинной кровеносный сосуд (по Э. Мейеру).

ция нефридиев. Иногда исчезают лишь нефростомы, и нефридии замыкаются слепо на протяжении всего тела (*Chaetogasteridae*) или же лишь его полового отдела (*Eudrilus* по Beddard). У *Nais heterochaeta* (по Benham, 1893) редуцируются нефридии одной стороны тела, а у *Uncinaiis* нефридии исчезают нацело.

Сильно усложняется строение выделительного канала у *Oligochaeta Tericola*. Весь нефридий, кроме нефростома, одет пузырьчатыми перитонеальными клетками экскреторного значения. Канал образует три петли и дифференцируется на ряд участков (рис. 318): 1) петлеобразный канал с крайними тонкими стенками из одного ряда клеток; 2) мерцательный канал значительно более широкий и вздувающийся на конце в 3) ампулу: ампула при помощи сильно извитого железистого канала сообщается с мочевым пузырем, который открывается наружу.

Нефридии *Oligochaeta* лишены всякой связи с половыми воронками и протоками, имеющимися в половых сегментах.

Главными модификациями обычных метанефридиев у *Oligochaeta* являются микронефридии и пептонефридии. Микронефридиями или (по позднейшей терминологии Mischelsen) меронефридиями называют такого

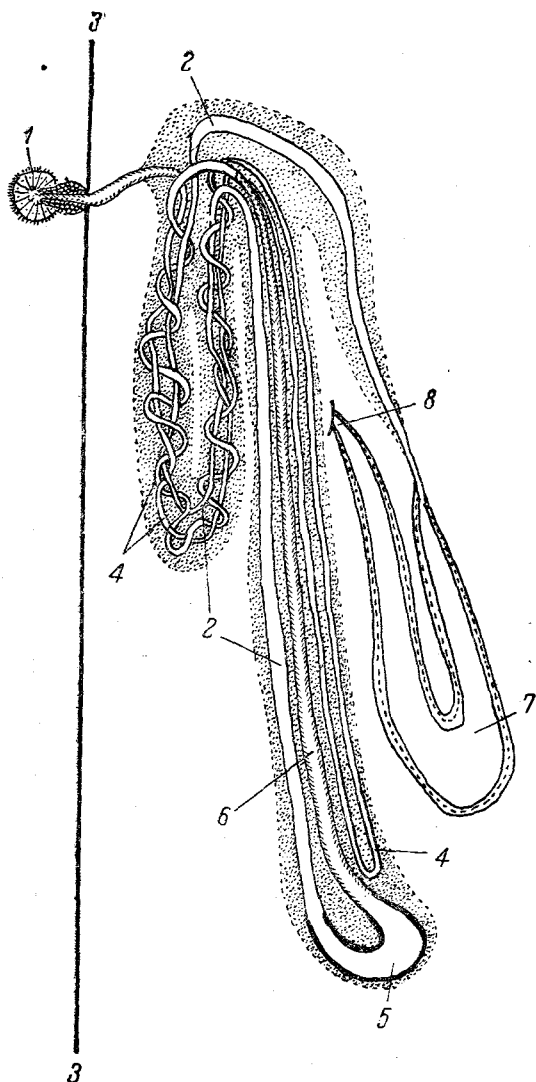


Рис. 318. Нефридий дождевого червя.

1 — нефростом; 2 — железистый канал; 3 — септа между сегментами; 4 — петлеобразный канал; 5 — ампула; 6 — мерцательный канал; 7 — мочевой пузырь; 8 — выделительная пора (по Мейзенгеймеру).

рода мелкие выделительные каналы, которые возникают путем распада пары типичных метанефридиев сегмента на значи-

тельное количество самостоятельных более мелких органов. Они имеются у различных семейств группы *Megascolicina*. Число микронефридиев сильно варьирует, доходя иногда до многих сотен. В таком случае они получают вид маленьких ворсинок, пронизанных неправильно извитым внутриклеточным каналом и снабженных нефростомом или слепо заканчивающихся. Иногда не все микронефридии сегмента имеют одинаковую величину. Так, у *Megascolides* микронефридии, окаймляющие по бокам нервный ствол, значительно крупнее прочих. Более крупные микронефридии несут иногда (*Megascolex dubius*) несколько нефростомов.

У некоторых видов *Pheretima* микронефридии анастомозируют и образуют на протяжении ряда сегментов общее сплетение — так называемые *плектонефридии*. Микронефридии лишены мочевого пузыря. *Veidovskiy* (1892) показал у *Megascolides*, что все микронефридии одного сегмента развиваются из одной пары метанефридиев, канал которых образует несколько клубочков, а затем прерывается в промежутках между ними.

Иногда между отдельными микронефридиями устанавливаются вторичные связи. У целого ряда форм *Beddard* (1895) наблюдал, что значительное число микронефридиев в передних сегментах тела сливаются протоками вместе и открываются наружу, а в ротовую полость или в глотку, превращаясь в своеобразные «слюнные железы» (пептонефридии). Пептонефридии лишены нефростомов.

У *Eophila antipae*, по *Rosa* (1906), несколько метанефридиев последних сегментов сливаются своими протоками воедино и впадают в заднюю кишку; это *анальные нефридии*.

Итак, в общем нефридии *Oligochaeta* легко могут быть сведены к таковым *Polychaeta*.

Hirudinea обладают довольно сильно измененными метанефридиями, число которых варьирует от десяти до семидесяти пар, т. е. оно значительно меньше числа сегментов (их тридцать четыре), так как в нескольких передних и задних метамерах нефридии отсутствуют. Типично метанефридий начинается внутри тела мерцательной воронкой, открывающейся в один из остатков целома. Воронка состоит из небольшого числа (три — шесть) клеток.

Воронка сидит на так называемой нефридиальной капсуле (рис. 319). Это округлый мешочек эпителиального характера, обыкновенно заполненный множеством фагоцитирующих амебOIDных клеток. На этом основании воронка вместе с капсулой получают наименование цилиофагоцитарного органа. Капсула слепо замкнута, но сидит на самом конце, тоже слепом, нефридиального канала. Последний имеет железистое строение, изогнут петлеобразно и состоит из ряда клеток, пронизанных интрацеллюлярным протоком. Канал впадает в тонкостенный мочевой пузырь, открывающийся наружу выделительной порой. Весь нефридий, кроме пузыря, мезодермального происхождения.

Цилиофагоцитарный орган фагоцитирует твердые экскреты и посторонние твердые вещества (тушь, кармин), поступающие в него

из полости тела; нефридиальный канал воспринимает через свои стенки жидкие экскреты из окружающей паренхимы.

Таким образом главным отличием нефридиев *Hirudinea* от таковых *Polychaeta* является полное обособление воронки от нефридиального канала, вследствие чего последний заканчивается слепо.

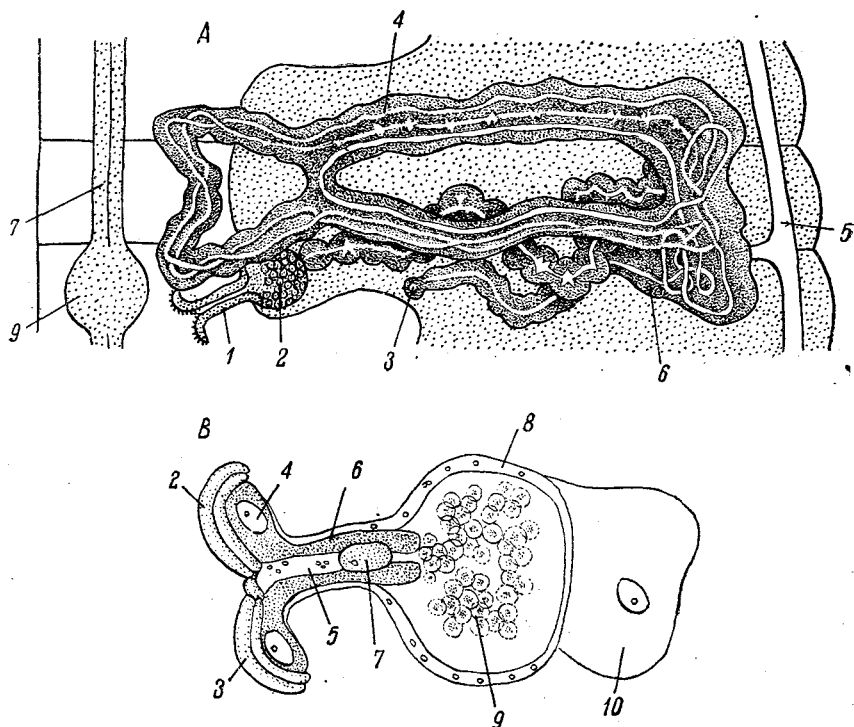


Рис. 319. А — схема нефридия Glossosiphonidae.

1 — мерцательная воронка; 2 — ее капсула; 3 — нефропор; 4 и 6 — железистая часть нефридиального канала; 5 — боковая кровеносная лакуна; 7 — первый коннектив брюшной почки; 9 — ганглий брюшной почки.

В — нефридиальная воронка *Helobdella stagnalis* с капсулой и с первой клеткой нефридия (10).

2 и 3 — губы воронки; 4 — ядра клеток воронки; 5 — мерцательный канал основной клетки (6) воронки; 7 — ядро основной клетки; 8 — капсула воронки; 9 — внутрикапсульные лейкоциты (А — по Ока, В — по Граффу).

Arhynchobdellida и особенно *Hirudo medicinalis* обнаруживают значительное гистологическое усложнение нефридиального канала (рис. 320, В). От него отходят побочные веточки, или же вся железистая часть нефридия состоит из множества скученных многоугольных клеток, которые пронизаны сложной сетью анастомозирующих внутриклеточных канальцев, впадающих в общий сильно извитой собирательный канал. У *Acanthobdellida* и большинства *Ichthyobdellidae* цилиофагоцитарные органы отсутствуют, а нефридиальные каналы различных сегментов сильно ветвятся и анастомозируют

между собой, образуя общую нефридиальную сеть вроде плектонефридиев некоторых *Oligochaeta* (рис. 320, А).

Нефридиальный канал *Hirudinea* несомненно гомологичен нефридиям *Chaetopoda*. Что касается цилиофагоцитарных органов, то о них высказывалось два разных мнения. По одному предполо-

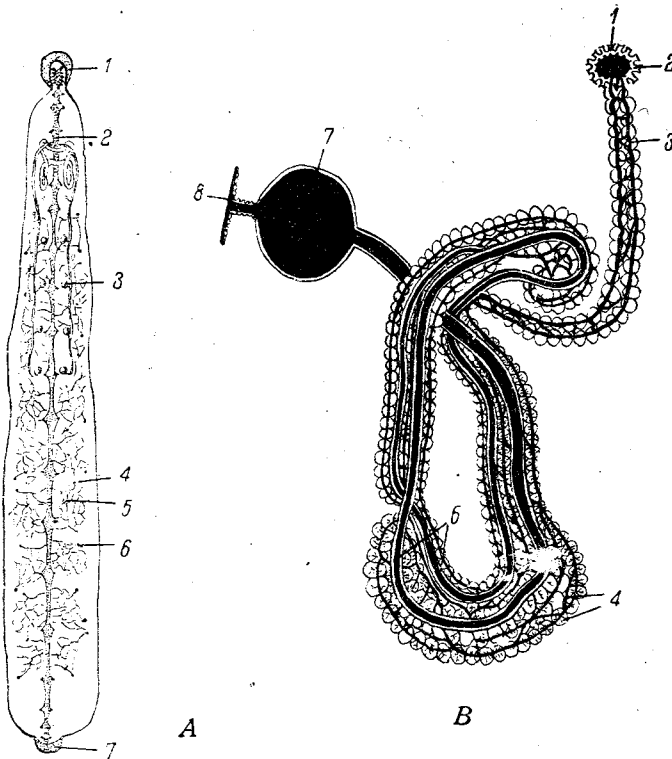


Рис. 320. А — *Pontobdella muricata*.

1 — рот; 2 — брюшная нервная цепочка; 3 — семенники; 4 — мерцательные воронки; 5 — сетевидный плектонефридий; 6 — нефропор; 7 — задняя присоска.

В — *Hirudo medicinalis*, схема нефридия с его главным каналом и боковыми разветвлениями.

1 — мерцательный концевой орган; 2 — его полость; 3 — часть нефридия, лишенная главного канала; 4 — сеть интрацеллюлярных каналов, сливающихся в боковые каналы; 5 — главный канал нефридия; 6 — мочевого пузыря; 7 — нефропор (по Б у р н).

жению, они отвечают цилиарным органам *Nephthys* и *Glycera*, т.е. слепым гомологам половых воронок, которые не вступили в открытую связь с нефридиями. Однако нельзя отрицать возможности их гомологии оторвавшимся от внутреннего конца нефридиальных каналов нефростомам. В таком случае они ранее имели, но потом утратили связь с нефридиальными каналами. Примеры обособ-

ления нефростомов от нефридиев в животном царстве известны (см. *Cephalopoda*).

Зародыши пиявок имеют две — четыре пары протонефридиев, которые затем атрофируются и заменяются дефинитивными нефридиями.

Echiurida. Выделительная система устроена по типу *Polychaeta*. Животные имеют незначительное количество парных нефридиев (у *Echiurus* — две пары, у *Thalassema* — одну — четыре пары, *Bonellia* сохраняет всего один нефридий, либо правый — *B. minor*,

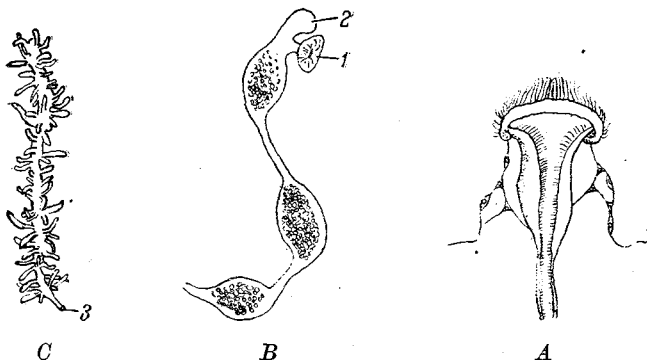


Рис. 321. А — *Echiurus*, отдельная мерцательная воронка со стенки анального мешка; В — *Bonellia*, метанефридий с воронкой (1) и выводной порой (2); С — *Bonellia* — анальный мешок; 3 — отверстие, сообщающее его с задней кишкой (из Деляжа).

либо левый — *B. viridis*). Нефридии имеют вид больших, на одном конце слепо замкнутых мешков (рис. 321, В). У переднего конца мешка, неподалеку друг от друга, располагаются целомическая мерцательная воронка и короткий, тонкий выделительный канал, открывающийся на брюшной стороне тела наружу. Совершенно аберрантные отношения наблюдаются у *Thalassema taenioides*, где имеется варьирующее число (от двухсот до четырехсот) мелких нефридиев, что автор, описавший это хотя и не достаточно убедительно, толкует как более примитивное состояние выделительной системы. Если это так, то мы имели бы у *Echiurida* пример олигомеризации органов выделения. Интересные особенности организации обнаруживает карликовый самец *Bonellia*. Он обладает одним нефридием в виде длинного и широкого мешка, который на заднем конце смотрит в целом мерцательной воронкой, а на переднем — вытянут в узкий проток, проходящий через окологлоточное нервное кольцо и открывающийся наружу на переднем полюсе тела. Этот нефридий служит в качестве полового протока. Большая задняя часть его гомологична нефридиям прочих *Echiurida*, но узкий выводной проток, по предположению *Sprengel*, скорее всего отвечает пищеводу *Echiurida*, в который стал открываться единственный сохранившийся нефри-

дий. В пользу этого говорят его отношение к нервному кольцу и положение выводного отверстия, а также исчезновение рта и передней кишки у самцов *Bonellia*. Baltzer (1925) не только подтверждает предположение Sprengel эмбриологическими данными, но идет еще дальше, говоря, что весь половой проток формируется за счет зачатка передней кишки, а воронка его есть новообразование. Возможность такого новообразования Baltzer объясняет тем, что у Echiurida, повидимому, весь перитонеальный эпителий обладает тенденцией к выработке мерцательных образований. Нам кажется толкование Baltzer не вполне правильным, ибо развитие непарного, служащего для выведения яиц нефридия у самки, обладающей нормальным кишечником, свидетельствует в пользу гомологии половых нефридиев у обоих полов. Кроме того у самца *Bonellia* имеется пара микроскопических экскреторных метанефридиев, смотрящих в целом небольшими воронками. Пара таких же рудиментарных метанефридиев имеется, повидимому, и у самки *Bonellia*.

Наконец к экскреторной системе причисляются и анальные мешки Echiurida. Это пара объемистых мешков, впадающих в заднюю кишку и усаженных многочисленными мелкими, сообщающимися с целомом вороночками (рис. 321, А и С). Каждая клетка вороночек снабжена длинным жгутиком. Вероятнее всего, что анальные мешки представляют собой одну пару сильно измененных метанефридиев с умножившимися воронками. Гораздо менее вероятно, что они равноценны целому комплексу нефридиев. Столь же мало вероятна и мысль, что мешки — суть образования *sui generis*.

Итак, органами выделения Echiurida служат сохранившие следы метамерного расположения метанефридии типа нефромиксиев (кроме, может быть, парных мелких нефридиев самца *Bonellia* и кроме анальных мешков). У трохофоры Echiurida функционирует одна пара слабо разветвленных протонефридиев, которые лежат впереди зачатков метанефридиев и впоследствии подвергаются редукции.

ПОДТИП VERMIDEA.

При наличии специальных органов выделения последними у Vermidea всегда служат метанефридии типа нефромиксиев, напоминающие нефридии многих Polychaeta.

У Gephyrei (рис. 310, С) имеется одна или две пары нефридиев, обычно в передней трети тела. Чаще всего (*Sipunculus*, *Phytosoma*, *Aspidosiphon*) нефридиев одна пара, но есть признаки того, что эволюция группы Gephyrei сопровождалась редукцией числа нефридиев. Так, у рода *Phascolosoma* встречаются виды не с двумя, а с тремя нефридиями, что указывает на первоначальное наличие двух пар выделительных органов. С другой стороны, у *Phascolion* и *Ochnosoma* сохраняется лишь один нефридий на правой стороне. На месте левого нефридия остается лишь вдающаяся бугорком в полость тела пора, затянутая изнутри перитонеумом. Редукция левого нефридия намечается уже у некоторых *Phascolosoma* в его меньших, чем

у правого, размерах. Надо отметить, что редукция сказывается и на других органах левой стороны Gerphugei: уменьшается, а затем и исчезает левый ретрактор, пропадает левая гонада. Вместе с тем наблюдается тенденция к восстановлению билатеральной симметрии путем сдвигания оставшихся непарными органов, в том числе и нефридия, к брюшной медиане. Нефридии состоят из тесно прилегающих друг к другу двух колен, одно из которых начинается хорошо развитой воронкой, а другое кончается выделительной порой. У *Sipunculus edulis* оба колена ясно разделены, у *S. grassieri* колена сливаются своими наружными стенками; у *Phascolosoma vulgare* и полости обоих колен сливаются, но снаружи еще намечено продольное разделение нефридия на два колена. Наконец у прочих Gerphugei происходит полное слияние обоих колен в мешок, близ одного конца которого расположены и воронка и выводное отверстие. Часть эпителия нефридия снабжена длинными жгутиками. На месте перехода воронки в канал нефридия имеется клапан, препятствующий оттоку жидкости из канала в целом. Нефридии обладают крупными размерами — у *Sipunculus* свыше 3 см; у *Phascolion* нефридий, имея до 8 мм длины, составляет $\frac{1}{15}$ длины всего тела.

Все Brachiopoda (рис. 168), кроме *Rhynchonella*, обладают одной парой метанефридиев; у *Rhynchonella* их две пары. Нефридии имеют вид трубки, свешивающейся от верхней поверхности тела вертикально вниз в полость тела, куда открываются очень широкой воронкой. Снаружи нефридий одет перитонеумом, внутри выстлан перитонеальным эпителием. Нефридии, подобно таковым Gerphugei, служат для вывода половых продуктов и относятся к категории нефромиксиев.

Большинство Bryozoa не имеют специальных выделительных органов, но у Phylactolaemata имеется образование, вероятно, генетически связанное с метанефридиями. На переднем конце тела, между порошицей и венчиком шупалец, помещается на спинной стороне животного небольшое отверстие. Оно ведет в непарный округлый мешок, который продолжается в две короткие трубки, постепенно расширяющиеся воронкообразно и открывающиеся в целом. Эпителий мешка и трубок — мерцательный.

Экскреция и дополнительные органы экскреции у Annelides и Vermidea

Клетки эпителия нефридиев содержат на известном его участке, чаще всего на среднем, многочисленные зернистые включения, которыми нефридии могут окрашиваться в разные цвета. Продуктами выделения Annelides, судя по опытам Eisig над Capitellidae и Willem над *Arenicola* и *Lumbricus*, служат или гуанин, или соли мочевой кислоты. Начальная часть нефридия и его воронка служат для выведения жидкости, уносящей с собой экскреты, но сами участия в выделении не принимают.

Кроме нефридиев, в выделении у *Annelides* играют роль экскреторы разного сорта, а именно своеобразные разрастания цёломического эпителия, образующиеся либо на стенках цёлома, в особенности на наружных стенках сосудов, либо врастающие внутрь сосудов и извлекающие из крови экскреты в твердом состоянии для последующей передачи в цёлом.

Сюда относятся прежде всего *хлорагогенные клетки* *Oligochaeta*. Так называют высокий цилиндрический перитонеальный эпителий, одевающий среднюю кишку, а также отчасти и стенки спинного сосуда. В его клетках скопляются в большом количестве бурожелтые или зеленоватые гранулы, причем сильно нагружившиеся этими экскретами клетки теряют связь с эпителием, падают в цёлом и там дегенерируют; находившиеся в них экскреты выводятся затем нефридиями.

У пиявок ту же роль играет так называемая *ботрионидная ткань*. Ее образуют перитонеального происхождения крупные клетки, нагружающиеся бурыми или зелеными зернами экскретов. Ботрионидные клетки образуют обкладку тончайших канальцев, сильно извитых и закрученных, которые являются слепыми выростами кровеносных лакун. Клетки клубков ботрионидной ткани тоже отрываются от стенок канальцев и попадают в главные стволы цёломической системы лакун. Типичная ботрионидная ткань имеется лишь у *Gnathobdellida*. У *Gephyrea* перитонеум передней и задней кишок состоит из булавовидных экскреторфов, набитых бурыми зернами.

Внутрисосудистым экскреторфным образованием является так называемое «сердечное тело» многих *Polychaeta*. В спинном сосуде *Cirratulidae*, *Terebellidae*, *Chlorhaemidae* имеются прикрепленные к его стенке продольные тяжи бурого цвета, полые или плотные и состоящие из скопления клеток, сплошь набитых конкрементами или зернами разного цвета (зелеными, желтыми). По наблюдениям *Piston* и *Заленского*, упомянутые тяжи возникают в виде впячиваний одетой перитонеумом стенки спинного сосуда внутрь него, вследствие чего полость этих впячиваний, напоминающих по своему происхождению тифлозоль *Oligochaeta*, сначала даже сохраняет сообщение с цёломом.

Все экскреты, собираемые экскреторами, в конце концов поступают в полость тела. В их транспортировании и накоплении принимают живое участие амебоидные фагоциты, фагоцитирующая деятельность которых у *Polychaeta* отлично доказывается впрыскиванием туши в цёлом. Кроме свободных амебоидов, фагоцитирующей способностью у *Polychaeta* обладают и сидящие на стенках цёлома скопления лимфатических клеток — лимфатические железы. Эти образования имеют сегментарное расположение. Дальнейшей аккумуляции поступающих в цёлом твердых экскретов содействуют известные мерцательные образования полости тела. Так, прилегающие к нефридиям многих *Polychaeta* цилио-фагоцитарные органы (стр. 532) собирают в своем слепом мешке множество частью отдельных, частью

спекшихся в общие массы фагоцитов, переполненных экскретами. У *Gephyrea* за счет целомического эпителия формируются небольшие куполообразные многоклеточные *урночки* (рис. 310), которые сначала сидят на вытянутой ножке, а потом отрываются от стенки тела и свободно плавают в целоме, мерцая при помощи ресничек, покрывающих слегка вогнутое основание купола. Урночки выделяют клейкое вещество и служат для аккумуляции экскретов: за движущейся урночкой всегда тянется длинный хвост из зерен экскрета и из загруженных экскретами амебоцитов. В конце концов находящиеся в полости тела экскреты частично выводятся через воронки нефридиев, частично же склеиваются вместе в так называемые *бурые тела*, которые остаются в целоме и число которых и размеры увеличиваются с возрастом. У *Gephyrea* в образовании бурых тел участвуют урночки. Вместе с собранными ими кучками экскретов они склеиваются в большие скопления, облепляемые фагоцитами и достигающие диаметра в 2—3 мм. У *Oligochaeta (Lumbricus)* для склеивания экскретов в бурые тела служат фагоциты. Бурые тела постепенно накапливаются в задних сегментах дождевых червей, держа в себе, помимо экскретов, замурованных паразитических нематод, остатки щетинок самого червя и т. д.

Продуктами выделения *Annelides* служат мочева кислота и ее соли (*Lumbricus*, *Arenicola*), гуанин (*Lumbricus*, *Ophelia*), пуриновые образования, а нередко и вещества, близкие к хитину (*Ophelia* и др.).

Опыты с инъекциями красок-индикаторов дают следующие результаты. Аммиачный кармин выделяется у *Polychaeta* и *Oligochaeta* в клетках средней части нефридия, у *Hirudinea* — в клетках ботриоидной ткани, а у *Gephyrea* — в экскреторных клетках перитонеума. Индиго-кармин собирается у *Polychaeta* в экскретофорах перитонеума и сосудов и в сердечном теле, у *Oligochaeta* — в хлорогенных клетках, а у *Hirudinea* и *Gephyrea* — в клетках нефридиев. Интересно, что по отношению к краскам-индикаторам *Polychaeta* и *Oligochaeta* ведут себя иначе, чем *Hirudinea* и *Gephyrea*. Из этого не следует, однако, делать вывода, что процессы выделения и экскреторные приспособления у этих животных принципиально различны. Отсутствие коренного различия видно и из того, что у одного и того же животного оба типа выделительных аппаратов, т. е. и нефридии и экскретофоры часто содержат одинакового характера твердые экскреты, отличаясь лишь по своему отношению к краскам.

Метанефридии Mollusca

Типично органами выделения всех моллюсков является одна пара метанефридиев. Метанефридиальный характер этих органов доказывается их отношением к целому. Каждый нефридий образует трубку, открывающуюся одним концом наружу, в мантийную полость, а другим смотрящую при помощи мерцательной воронки в перикардий; перикардий же есть участок целома, сохранившийся

в паренхиме. Только у *Nautilus* число нефридиев равно двум парам. Наоборот, редукция одного из нефридиев очень часто имеет место у *Gastropoda*. Функция нефридиев у громадного большинства *Mollusca* чисто экскреторная, однако, у известного числа форм они, помимо того, заведуют выведением половых продуктов, напоминая этим *Annelides*.

Класс Amphineura. В смысле строения нефридиев наибольшую примитивность обнаруживают, как это ни странно, сильно специализированные во многих отношениях *Solenogastres*. Нефридии их имеют вид пары петлеобразно изогнутых каналов, идущих от перикардия к клоаке (рудиментарная мантийная полость), куда они впадают двумя (*Chaetoderma*) или чаще одним общим отверстием. Главная функция нефридиев *Solenogastres* половая, ибо через них выводятся половые продукты. Такое значение нефридиев доказывается присутствием на их протяжении особых расширений, семеприемников, концевой же их отдел обычно считается скорлуповой железой. Экскреторная роль нефридиев до сих пор не доказана. Это даже заставляет *N i e r s t g a s z* (1909) заходить слишком далеко, отрицая их гомологию нефридиям прочих моллюсков.

Подкласс *Plasophora* обладает парой метанефридиев (рис. 322), характеризующихся большей частью своей чрезвычайной разветвленностью. Общий план строения нефридия можно изобразить буквой V, обращенной углом вперед, причем наружное колено открывается в мантийную полость, внутреннее же при помощи воронки в перикардий. Самый простой вид имеют нефридии у *Hanleya* (рис. 323, A), где они отвечают схеме, с той разницей, что на-

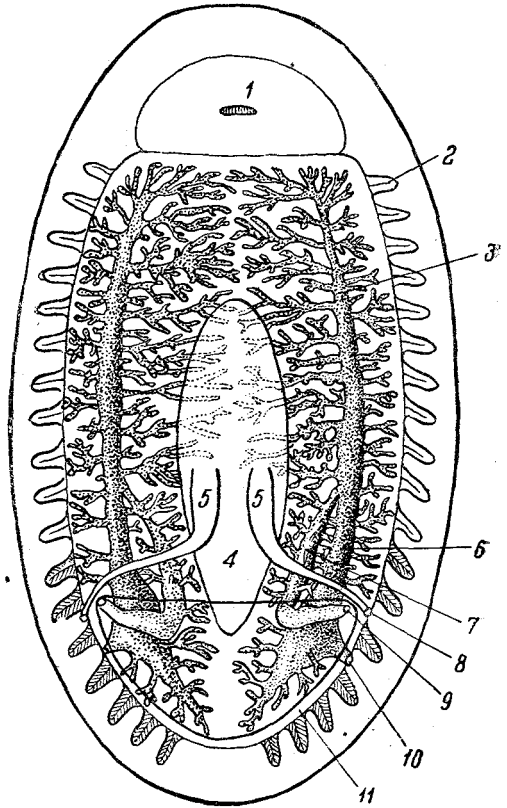


Рис. 322. Нефридиальная и половая системы *Chiton*.

1 — рот; 2 — жабры; 3 — передняя ветвь нефридия; 4 — гонада; 5 — половые протоки; 6 — выводная ветвь нефридия; 7 — ветвь нефридия, идущая к перикардию; 8 — половое отверстие; 9 — нефроперикардальное отверстие; 10 — наружное выделительное отверстие нефридия; 11 — граница перикардия (из Л а н г а).

ружное колено продолжается за пределы воронки в слепой мешок. У *Hanleya* передний конец нефридия простирается вперед лишь до V скелетной пластинки, но у других родов (например *Chiton*) нефридий, сохраняя ту же форму, вытягивается вперед до II пластинки. Несколько иной тип строения имеется у *Placiphorella*, где наружное колено сильно разрастается вперед, так что нефридий от формы обращенного U переходит к форме обращенного Y (рис. 323, C). В то же время от обоих слепых мешков отходят многочисленные побочные слепые веточки, которыми в результате пронизывается

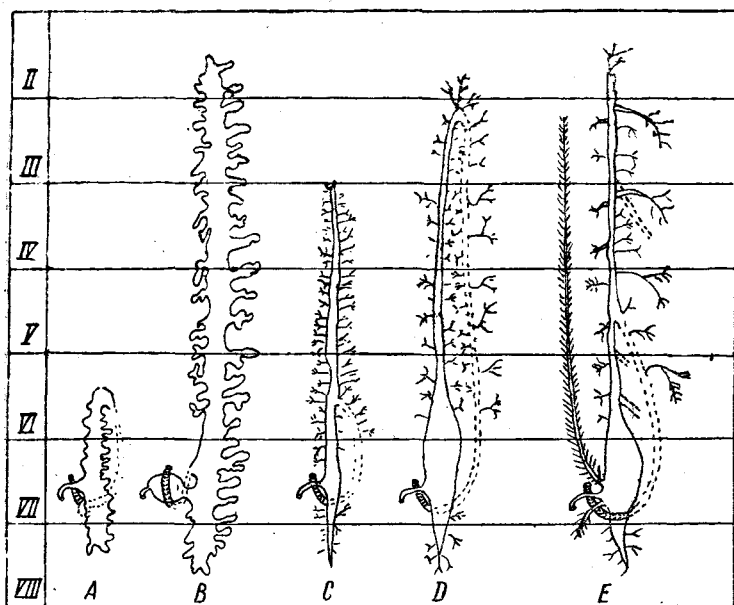


Рис. 323. Схемы различных типов нефридиев у Placophora. A — *Hanleya*; B — *Lepidopleurus*; C — *Placiphorella*; D — *Chiton*; E — *Acanthopleura*. Воронка, открывающаяся в перикардий, обведена колечками, внутренняя ветвь нефридия обведена прерывистой линией. II—VIII — расположение скелетных пластинок (по П л а т е).

все тело животного (у *Hanleya* вместо них имелись лишь короткие дивертикулы). У некоторых родов (*Acanthopleura*) одна из боковых ветвей достигает очень больших размеров, превращаясь как бы в третий главный ствол нефридия (рис. 323, E).

Между обоими нефридиями могут устанавливаться поперечные перемычки (*Cryptochiton stelleri*, *Cryptoplax larvaeformis*): у вполне выросших особей передние слепые мешки обоих нефридиев сливаются друг с другом по срединной линии тела. Plate (1901) находит интересную корреляцию между развитием нефридиев и жабер: с увеличением размеров Amphineura, с одной стороны, увеличи-

вается число жабер и ряд их вытягивается вперед, с другой стороны, происходит и вытягивание нефридиев приблизительно до того же уровня.

Тип нефридиев *Plasophora* мы позволим себе назвать особым термином *древовидных* (*дендроидных*) нефридиев. Необходимость этого термина следует из того, что мы имеем здесь перед собой, по нашему мнению, несколько отличный от прочих нефридиев физиологический тип. В самом деле, присматриваясь к различным органам выделения беспозвоночных; можно заметить, что богато разветвленный древовидный тип протонефридиев, повидимому, приурочен к паренхиматозным животным. У них веточки выделительной системы пронизывают все тело и, так сказать, на местах собирают экскреты из окружающей паренхимы. Настолько же определенно можно сказать, что метанефридии составляют атрибут вторично-полостных животных. Здесь выделительная функция в значительной степени выполняется перитонеальным эпителием, представляющим громадную поверхность обмена, так что на долю нефридиев приходится лишь часть экскреции, отчасти же они служат лишь выводными протоками для экскретов, скопляющихся в полости тела. Поэтому у целомических животных наблюдается уменьшение экскреторной поверхности нефридиев. С другой стороны, в стенках метанефридиев развивается сеть кровеносных сосудов, доставляющих кровь с экскретами к стенкам нефридиев. Таким образом, грубо говоря, у паренхиматозных животных нефридии вытягивают свои отростки «в поисках» за экскретами, а у целомических животных экскреты «отыскивают» органы выделения (ср. взаимоотношения легких и трахей). *Mollusca* паренхиматозны, но происходят от целомических червей и соответственно с этим имеют метанефридии, т. е. органы, не вполне приспособленные к паренхиматозному строению тела. Вероятно именно этим объясняется, почему у ряда *Mollusca* нефридии, сохраняя признаки метанефридиев, с другой стороны, приобретают важный в физиологическом отношении признак протонефридиев — их древовидность. Такой дендроидный тип нефридиев встречается не только у *Amphineura*, но и у других моллюсков. Таковы, многие *Opisthobranchia* (*Aeolis*, рис. 324, *Tethys*, *Dorididae*), *Cardiopoda* и *Bornella* из *Heteropoda* (рис. 325), а также некоторые *Lamellibranchia* (*Ostrea*, *Pholas*). Кроме того, у *Anomia* и *Aenigma*, не имеющих перикардия, в нефридий впадают слепые ветвящиеся каналы, рассматриваемые как рудименты целома, но, во всяком случае, придающие выделительному органу дендроидный характер. Плектонефридии пиявок прибавляют еще один пример влияния паренхиматозного строения на метанефридии. Итак, дендроидное строение метанефридиев есть результат конвергенции под влиянием паренхиматозного строения тела.

Класс *Gastropoda*. Наиболее примитивные из *Gastropoda*, а именно *Diotocardia*, обладают парой нефридиев. Однако и у них оба нефридия развиты не вполне симметрично, ибо левый значительно меньше правого.

Данные Haller о том, что у *Cetoria* (*Puncturella*) *noachina* оба нефридия равновелики и принимают в себя протоки двух гонад, были опровергнуты Pelseneer, а позднее А. Э. Мейер (1913), которая показала, что и здесь левый нефридий значительно меньше правого, достигающего громадных размеров (рис. 326).

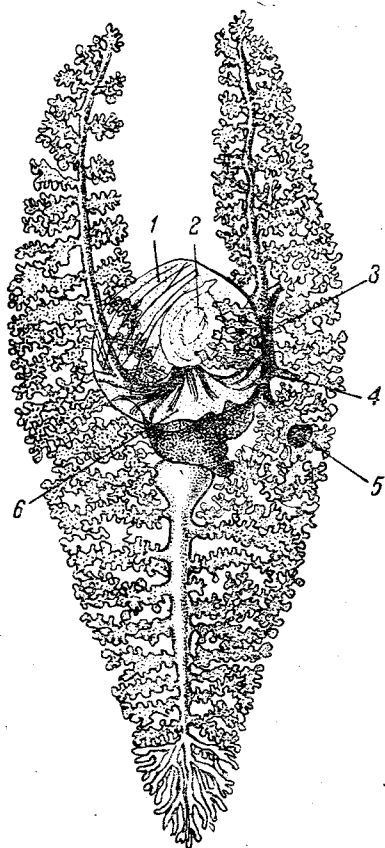


Рис. 324. *Aeolis papillosa*, общий вид нефридия.

1 — перикардий; 2 — желудочек сердца; 3 — воронка, сообщающая нефридий с перикардем; 4 — наружное отверстие нефридия; 5 — поперечный разрез задней кишки; 6 — предсердие (по Хехту).

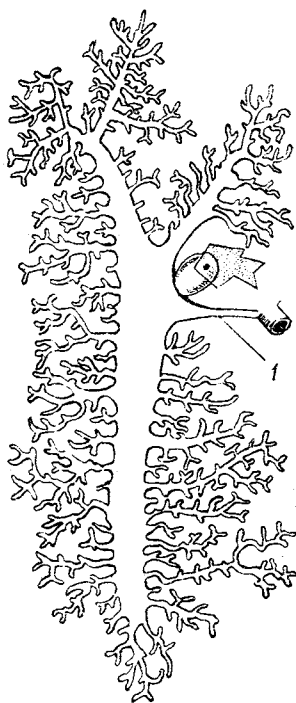


Рис. 325. Нefридий *Bornella* (*Heteropoda*)

1 — выводной проток (по Гатчеку).

В остальном оба нефридия *Cetoria* имеют приблизительно одинаковое строение, причем эпителий их стенок образует сложный переплет вдающихся в просвет органа перекладин, сильно увеличивающих экскреторную поверхность. Оба нефридия снабжены наружным и рено-перикардиальным отверстиями. У других *Diotocardia* левый нефридий обнаруживает дальнейшую деградацию. У *Fissurella* он лишается сообщения с перикардем и превращается в замкнутый мешок, а у *Haliotis* и *Trochidae* на наружной стенке нефри-

дия появляются многочисленные сосочки, делающие из него так называемый «*sac papillifère*» французских авторов (рис. 327); сообщение с перикардием левый нефридий данных моллюсков, однако, сохраняет. Нормальная экскреторная функция у *sac papillifère*, повидимому, отпадет. У *Neritacea* из *Diotocardia*, у всех *Monotocardia*, а также у прочих *Gastropoda* остается лишь один нефридий, но не тот, о котором можно было бы это предположить, судя по низшим *Diotocardia*, т. е. не правый, а левый. Объяснение этому факту дают отношения между половой и выделительной системами. Гонада

у всех *Gastropoda* непарна, причем проток ее у примитивных *Diotocardia* открывается в правый, большой нефридий. У всех прочих *Gastropoda*, начиная с *Neritacea*, гонада имеет свой собственный выводной канал. Очевидно, что у этих форм правый нефридий, имевший сначала двойственное назначение, дифференцировался в сторону проведения половых продуктов и превратился в часть полового протока, тогда как левый, у низших *Diotocardia* до известной степени редуцированный, достигает полного развития в смысле своей экскреторной функции. Возможно, что полная

утрата правым нефридием выделительного значения шла рука об руку с выработкой внутреннего оплодотворения, которое требовало специальных дифференцировок полового протока (семенные пузырьки, дополнительные железы и т. д.). Действительно у *Prosobranchia*, *Diotocardia* оплодотворение наружное, так что вся задача правого нефридия заключается в предоставлении половым клеткам выхода наружу. У *Patella*, повидимому, нет даже постоянного сообщения между гонадой и нефридием: оно наступает лишь ко времени созревания половых продуктов. Поэтому здесь правый нефридий и сохраняется в полной мере.

Внутреннее строение нефридия в самых простых случаях таково, что он имеет вид гладкостенного мешка, выстланного экскреторным эпителием (*Actaeon*). Однако в большинстве случаев, в целях увеличения экскреторной поверхности, эпителий нефридия образует

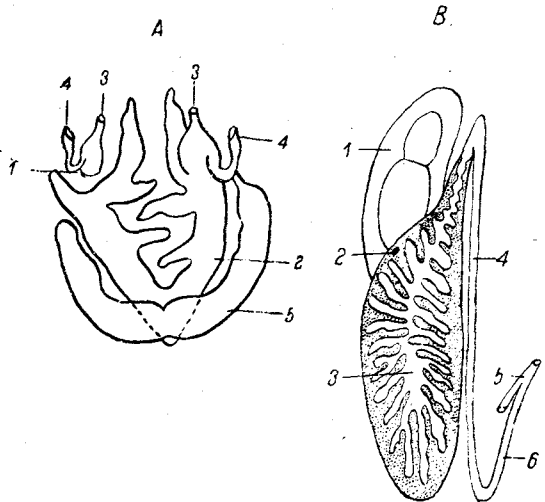


Рис. 326. А — мочеполовая система *Puncturella noachina* (*Diotocardia*).

1 — левый нефридий; 2 — правый нефридий; 3 — наружное отверстие почки; 4 — рено-перикардиальное отверстие почки; 5 — гонада (по А. Мейеру).

В — нефридий *Daudebardia rufo* (*Pulmonata*). 1 — сердце, лежащее в перикардии; 2 — рено-перикардиальная воронка; 3 — нефридий; 4—6 — выводной канал нефридия (по Лангу, изменено).

многочисленные впячивания либо в виде параллельных складок (*Vuccinum*, *Opisthobranchia*), либо в виде совершенно неправильной сети трабекул. У всех *Gastropoda* стенки нефридия омываются про-



Рис. 327. *Turbo rugosus*, левый нефридий или «sac papillifère», участок стенки с сосочками (по Ш п и л ь м а н у).

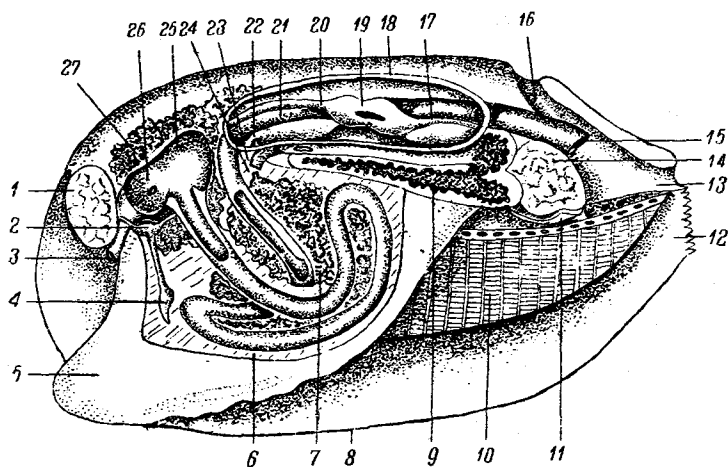


Рис. 328. *Anodonta cygnea*, с левой стороны.

1 — передняя замыкательная мышца; 2 — цереброплевральный ганглий; 3 — рот; 4 — педальный узел; 5 — нога; 6 — кишка; 7 — гонада; 8 — мантия; 9 — почка; 10 — жабра; 11 — висцеральный ганглий; 12 и 13 — входной и выходной сифоны; 14 — задняя замыкательная мышца; 15 — порошница; 16 — спинное отверстие мантии; 17 — задняя аорта; 18 — перикардий; 19 — сердце; 20 — передняя аорта; 21 — прямая кишка; 22 — рено-перикардиальное отверстие; 23 — наружное отверстие почки; 24 — половое отверстие; 25 — желудок; 26 — место впадения печени в кишечник; 27 — печень (из Ж а н г а).

текающей через них венозной кровью, отдающей им накопившиеся в крови экскреты.

Дендроидное строение нефридиев у некоторых видов уже упоминалось (стр. 545). У *Elysia*, по P e l s e n e e r, нефридий имеет до 12

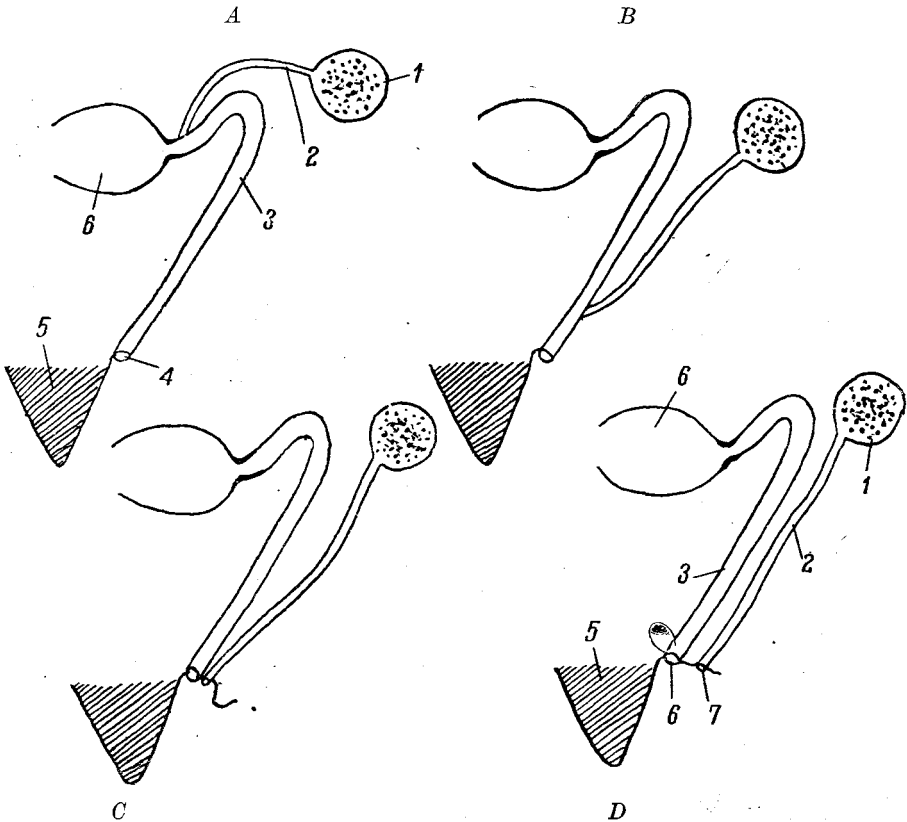


Рис. 329. Взаимоотношения между почками и гонадами у разных Lamellibranchia; схемы поперечных разрезов через перикардий, мочеполовой аппарат и ногу. А — *Solenomya*; В — прочие Protobranchia; Pectinidae, Anomiidae; С — *Arca*, *Ostrea*; D — все прочие Lamellibranchia.

1 — гонада; 2 — половой проток; 3 — нефридий; 4 — мочевое отверстие; 5 — нога; 6 — перикардий, в который открывается воронка нефридия; 7 — половое отверстие. (Оригинал)

рено-перикардиальных отверстий. По Vessichelli, у *Acera* (родич Phylliroë) нефридий отсутствует.

Класс Lamellibranchia. Нефридии, или боянусовы органы, обнаруживают гораздо более однообразия в строении, чем у Gastropoda. По положению почек O d h n e r (1912) делит пластинчатожабрных на две группы. У одной (Protobranchia, кроме *Solenomya*, часть Filibranchia) почки лежат впереди перикардия и отверстиями смотрят назад; у другой (все прочие Lamellibranchia) они

лежат позади перикардия и смотрят отверстиями вперед. Каждый нефридий представляет собой U-образно изогнутый канал, вершина

которого у первой группы обращена назад, у второй — вперед. Оба эти положения можно вывести из одного основного типа загибом его вперед или назад. Одно из колен нефридия, отходящее от перикардия, можно называть *перикардальным*, другое, — открывающееся в мантийную полость, — *наружным*. У *Protobranchia* оба колена выстланы однообразным экскреторным эпителием, у прочих *Lamellibranchia* наступает гистологическая дифференцировка на отделы. При этом перикардальное колено большей частью получает простой мерцательный эпителий, а наружное — железистый. Только у *Unionidae* и *Sphaeriidae* имеют обратные отношения, имеющие, повидимому, более примитивный характер. Экскреторное колено нефридия очень часто приобретает сильную складчатость стенок, получающих губчатое строение.

Первоначальная независимость обоих нефридиев сохраняется лишь у немногих форм (*Solenomya*, *Arcacea*, *Mytilacea*), у большинства же они находятся в более или менее широком сообщении, так что иногда (*Cardium*) сливаются даже в один мешок, обладающий, однако, парными отверстиями.

При асимметричном строении тела и нефридии могут получать различное развитие.

Рис. 330. Взаимоотношения между почками и кровеносной системой у *Serpharopoda*. А — *Serpi*; В — *Octopoda*; С — сердце и гонады *Octopus*.

1 — полая вена; 2 — отверстие перикардальной воронки; 3 — перикардальная воронка; 4 — мезентеральная вена; 5 — паллиальная вена; 6 — жаберное сердце; 7 — его сумка; 8 — перикардальная железа; 9 — брюшная вена; 10 — почечные мешки; 11 — задняя аорта; 12 — жаберная вена; 13 — жаберная артерия; 14 — гонада; 15 — сердце; 16 — яйцеводные железы; 17 — вход в жаберное сердце; 18 — водный канал; 19 — яйцевод; 20 — предсердие (по Н э ф).

Это различие в размерах намечено у *Pecten* и гораздо сильнее выражено у *Anomia* (левый нефридий крупнее правого).

Интересно, что у низших *Lamellibranchia* имеется между гонадами и почками тесная связь, которая у большинства пластинчатожаберных, однако, утрачивается (рис. 329). У *Solenomya* гонады

впадают в начало перикардиального колена. Далее половые протоки как бы скользят вдоль нефридия, открываясь в него все ближе и ближе к выводному отверстию. У *Lima* место впадения гонад находится уже близко к вершине И, у *Nucula* переходит за вершину и лежит на наружном колене, у *Arca* гонады открываются в нефридий перед самым выделительным отверстием, а у *Trigonia* уже отдельно от нефридия, но в общую ямку. Наконец у прочих *Lamellibranchia* всякая связь между обеими системами теряется, и половое отверстие становится самостоятельным, хотя и лежит неподалеку от выделительных.

Класс Cephalopoda (рис. 330). У головоногих нефридии имеют вид обширных мешков, форма которых изменчива и зависит от положения и даже от степени наполнения соседних органов. В отличие от всех прочих моллюсков, у *Tetrabranchiata* (*Nautilus*) имеются две пары нефридиев. У *Nautilus* все нефридии вполне самостоятельны и несколько меньших размеров, чем у прочих *Cephalopoda*. У *Octopoda* нефридии тоже самостоятельны, но соприкасаются

друг с другом по медианной линии тела. У всех *Decapoda* (кроме *Spirula*) оба нефридия находятся либо в простом, либо даже в двойном поперечном соединении.

Весьма своеобразна наблюдаемая иногда у *Cephalopoda* утрата нефридиями связи с цёломом (ясно обособленный от цёлома перикардий у головоногих отсутствует). Правда, у большинства *Cephalopoda* есть мерцательные воронки, смотрящие в обширный цёлом (*Decapoda*) или в остатки цёлома (*Octopoda*), однако, у некоторых из *Octopoda* (*Stenoteuthis* по N a e f, 1912) воронка, и без того приближенная к выводному отверстию почки, утрачивает связь с нефридием и открывается прямо наружу, почка же по направлению к цёлому становится замкнутой. У *Nautilus* все четыре почки замкнуты:

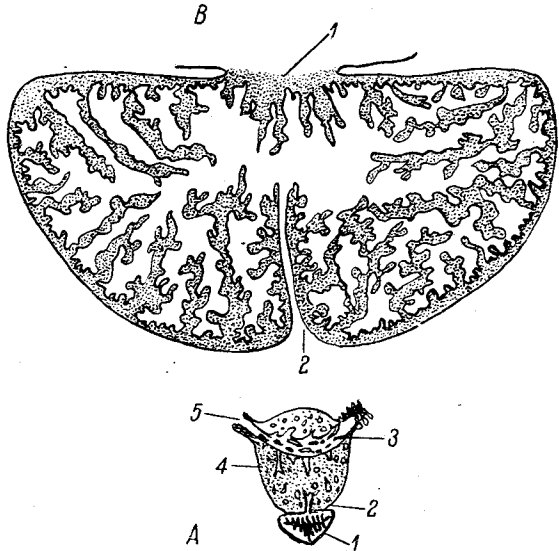


Рис. 331. *Sepia officinalis*. А — жаберное сердце (4) с венозными придатками (1).

2 — соединение между жаберным сердцем и его придатком; 3 — замыкающие клапаны; 5 — приносящий жаберный сосуд.

В — продольный разрез через венозный придаток при большом увеличении.

1 — сообщение придатка с жаберным сердцем; 2 — сообщение придатка с остатками цёлома (А — по M a r c o, В — по Г р о б б е н у).

недалеко от выводных отверстий задних почек лежит пара отверстий, сообщающих целом с внешней средой. Эти отверстия тоже следует считать за оторвавшиеся от нефридиев рено-перикардимальные воронки. Итак, у *Cephalopoda* возникают совершенно аберрантные отношения, единственные в своем роде.

Приспособления, служащие для усиления осмотического обмена между кровью и нефридиями, развиты у *Cephalopoda* еще в большей мере, чем у других моллюсков (рис. 331). Возвращающиеся к сердцу крупные вены, проходя по спинной стороне почек, образуют вдающиеся внутрь глубокие впячивания — *венозные придатки*. Здесь, следовательно, имеется нечто и сходное с тем и обратное тому, что нами наблюдалось у *Nemertini*. В обеих сравниваемых группах имеется приспособление к усилению обмена между нефридиями и кровеносной системой. Но у *Nemertini* для этой цели нефридии впячивают стенки сосудов, а у *Cephalopoda* выросты сосудов впячивают стенки почек.

Экскреция у *Mollusca*

Экскреты откладываются в нефридиальных клетках в виде зерен, концентрически и радиально исчерченных конкреций и в виде вакуолей. Экскреты поступают в клетки в растворенном виде, частью при посредстве внедряющихся в стенки нефридия амебоцитов. Содержимое нефридиев нередко имеет кашицеобразную консистенцию вследствие большого количества конкреций, состоящих из мочевой кислоты. Кроме того относительно *Gastropoda* есть указания на присутствие гуанина. У *Lamellibranchia* Fürth нашел в перикардимальном содержимом гиппуровую кислоту; у *Mastra* была обнаружена мочевая кислота; имеются отдельные указания (Lietellier) относительно мочевины.

У *Cephalopoda*, помимо мочевой кислоты, Fürth обнаружил в нефридиях гипоксантин, а также значительные количества аммиака, на долю которого приходится до 0,2 всего выводимого из почки азота. Интересно наличие в моче *Cephalopoda* белка, отчего спиртовые препараты почек всегда показывают на стенках белый налет. Некоторые авторы считают это явление ненормальным и приписывают «альбуминурию» *Cephalopoda* воздействию водичащихся в их почках в большом количестве паразитов — *Dicymidae*.

Опоражнивание нефридиев у *Pulmonata* происходит редко, через промежутки в 14—20 дней. При этом у *Helix*, по Cuénot, выводятся комки мочевой кислоты весом от 4—6 мг. В течение пятимесячного зимнего сна у *Helix* вовсе не наблюдается опоражнивания, а в первый раз после спячки выводится около 7 мг. Таким образом за всю зиму накапливается мочевой кислоты не более, чем за 20—25 дней активного состояния животного — признак понижения жизненной деятельности зимой.

У *Heteropoda* (*Firola*, *Pterotrachea*) экскреция происходит чаще, причем почки пульсируют и выводят тушь через каждые 5—6 минут.

Интересно, что у *Pterotrachea* сокращение почек находится в зависимости от температуры: число пульсаций при 30° С поднимается до 80 в минуту.

У Cephalopoda выделение конкреций мочевой кислоты очень обильно. По F ü r t h *Octopus* за один день выделяет от 15 до 80 см³ мочи.

Подобно тому как и у высших червей функция выделения обслуживается, помимо нефридиев, клетками-экскретофорами перитонеального происхождения. Последние здесь сильнее локализованы и ограничиваются стенками перикардия (перикардимальные клетки) и придатками жаберных сердец (у Cephalopoda). При этом экскреторно функционируют либо перикардимальный эпителий на всем его протяжении, либо более или менее обособившиеся участки околосердечной сумки. Наибольшего обособления достигают передние парные отделы перикардия у многих Lamellibranchia, где они получают специальное название кеберовых органов. Это — железисто измененные парные передние выступы перикардия, отделенные от остального перикардия явственными пережимами. Экскреторы падают в просвет кеберовых органов, переходят оттуда в перикардий, а из перикардия выводятся через нефридии. В экскреторных перикардимальных клетках заметны, так же как и эпителии нефридия, конкреции и цветные зернистости, вызывающие нередко яркую окраску кеберовых органов.

У Gastropoda перикардий в разных местах может тоже давать складчатые или разветвленные выпячивания (часть Prosobranchia, часть Opisthobranchia), выстланные железистым эпителием и называемые *перикардимальными железами*. Таковы у некоторых Diotocardia древовидные выпячивания предсердия в перикардий, у Monotocardia они находятся на стенке самого перикардия и т. д. Все эти образования однозначны по функции, в основе сходны по происхождению (из стенки цёлома), но не строго гомологичны, ибо возникали, повидимому, независимо друг от друга из разных участков перикардия. У Cephalopoda перикардимальным железам соответствуют придатки жаберных сердец в числе одной или двух (*Nautilus*) пар. Каждое жаберное сердце связано при помощи короткого стебелька с коническим или иной формы мешочком, обособившимся от цёлома, но открывающимся в цёлом щелевидным отверстием. Внутренняя стенка такого *придатка* выстлана сильно складчатым эпителием, представляющим собой дифференцированное продолжение перитонеального эпителия. От жаберного сердца в складки «придатка» внедряются кровяные лакуны. Рено-перикардимальные воронки нефридиев смотрят в цёлом неподалеку от щелей придатков. Таким путем экскреторы крови жаберных сердец просачиваются в полость «придатков», а оттуда через щель придатка поступают в цёлом, где подхватываются воронками нефридиев. Итак, у Cephalopoda кровеносная система в двух местах приходит в тесный контакт с выделительной: в придатках жаберных сердец и в венозных придатках, впячивающихся в полость нефридиев. Кроме всех перечисленных образований, в экскреции у Amphi-

neura и Gastropoda участвуют еще отдельные клетки (так называемые лейдиговские), разбросанные в паренхиме, а также бродячие фагоциты.

Инъекции красок-индикаторов дают у Mollusca следующую картину. У Placophora (*Boreachiton*, *Acanthochiton* по P e l s e n e e r и C u é n o t) большая часть нефридия выделяет индигокармин, но клетки рено-перикардальной воронки и прилежащей части канала ярко окрашиваются аммиачным кармином. Особенно интересны результаты инъекций у Gastropoda Prosobranchia. У *Haliotis* и *Trochus* только правый «sac papillifère» воспринимает аммиачный кармин. У прочих Prosobranchia в их единственном левом нефридии имеются клетки двоякого рода: индигокарминные и аммиачно-карминные. У Pulmonata и Opisthobranchia нефридий преимущественно выделяет индигокармин. Аммиачный кармин окрашивает лейдиговские клетки паренхимы.

У Lamellibranchia нефридии выделяют индигокармин, тогда как перикардальные клетки кеберовых органов — аммиачный кармин.

Наконец у Cephalopoda нефридии, а именно клетки венозных придатков почек, выделяют индигокармин, аммиачный же кармин был найден К о в а л е в с к и м только в придатках жаберных сердец.

Видоизмененные нефридии Deuterostomia

Класс Enteropneusta. У Enteropneusta имеются короткие каналы, сообщающие его целомеры с внешней средой (рис. 332). Парность этих каналов, мерцательный характер их стенок и известная метамерность в их расположении свидетельствуют в пользу их толкования как метанефридиев. Они, однако, несравненно проще устроены, чем метанефридии Vermes и Mollusca.

У Enteropneusta сообщение с внешней средой имеют целомеры хоботка и туловища. Целом хоботка образует у большинства Enteropneusta на своей стенке небольшое выпячивание, окаймленное кольцевой мышцей. Это выпячивание, называемое «соединительным участком», переходит в короткий эктодермальный канал, а канал открывается наружной порой асимметрично на левой стороне спинной поверхности хоботка. От этого типичного устройства у некоторых Enteropneusta наблюдаются отклонения. У *Harrimania kuppferi* и *H. maculosa* целом хоботка имеет два выводных канала с симметрично расположенными наружными отверстиями. У *Balanoglossus australiensis* и *Ptychodera flava* расположение каналов сильно варьирует: у разных особей одного вида могут быть либо две симметричные поры, либо одна правая, либо одна медианная. Повидимому отношения, наблюдаемые у *Harrimania*, можно считать за первичные. В таком случае можно сказать, что у громадного большинства кишечнодышащих сохраняется один левый канал целома, в виде редких исключений — один правый.

Парный целом воротничка имеет всегда два выводные канала; таковые отсутствуют лишь у *Stereobalanus canadensis*. Это короткие каналы, пронизывающие септу между воротничковыми и туловищными целомами. Внутренними концами они открываются в целома воротника, наружными — в первую пару жаберных щелей, т. е. наружу. Канал выстлан мерцательным эпителием и имеет одну, реже несколько вдающихся в его просвет продольных эпителиальных складок. Внутренний конец канала несколько вдается в просвет целома в виде трубки и в таком случае имеет обкладку из перитонеального эпителия. Стенки выводных каналов как хоботка, так и воротничка свободны от каких-либо зернистых экскретов.

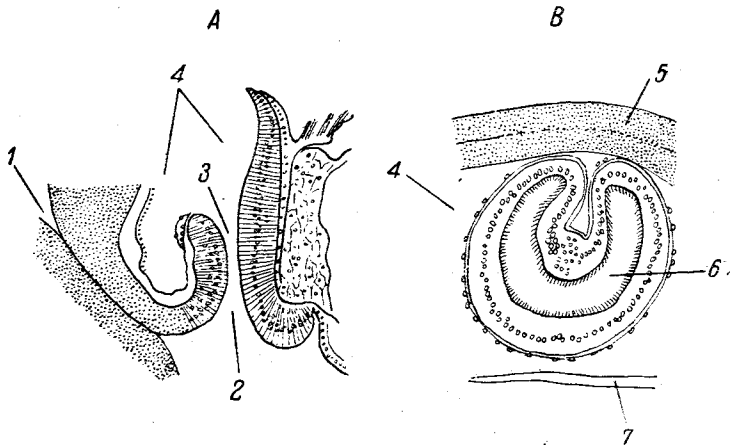


Рис. 332. *Ptychodera minuta*. А — продольный разрез воротничкового канала; В — поперечный разрез через канал.

1 — отверстие первой жаберной щели; 2 и 3 — наружное и внутреннее отверстия воротничкового канала; 4 — целом воротничка; 5 — наружный эпителий воротничка; 6 — воротничковый канал; 7 — стенка глотки (по Ш п е н г е л ю).

Отсутствие экскретов в клетках самих нефридиальных каналов заставляет искать образования их в каких-нибудь других местах тела Enteropneusta, откуда затем экскреты могут поступать через каналы наружу. Таким местом, по подтвердившемуся впоследствии предположению Bateson, является glomerulus. Так называют вдающуюся сзади далеко в целом хоботка густую сеть лакун, одетых снаружи складками перитонеального эпителия. Вследствие этого все образование принимает складчатый, гофрированный или губчатый вид. Glomerulus лежит между потохордом и сердечным мешком, охватывая отчасти оба эти органа. Сильная складчатость glomerulus говорит о тенденции к увеличению поверхности: вероятнее всего здесь кровь воротничка и туловища отдает через стенки сосудов glomerulus известные вещества в целом хоботка. За это говорят и наблюдения Maser над *Balanoglossus carnosus* и *B. numeensis*.

Перитонеальные клетки этого вида содержат характерные, свето-преломляющие зерна экскретов. Однако у большинства *Enteropneusta* эпителий *glomerulus* лишен экскретов. Зато часто в тканях хоботка, особенно в выстилающем его эпителии, встречаются особые зернистые клетки, содержащие в себе желтые зернистости. Эти клетки отрываются от эпителия, падают в целом, разрушаются там, и экскреты поступают в полостную жидкость. Итак, *Enteropneusta* имеют две пары сильно измененных метанефридиев с укороченным каналом и ослабленной способностью к самостоятельной экскреции. Они служат, повидимому, лишь в качестве экскретопроводов.

Тип иглокожих (*Echinodermata*)

Во взрослом состоянии, как уже сказано, *Echinodermata* имеют диффузную выделительную систему. Однако у них есть в лице каменистого канала с мадрепоровой пластинкой орган, обнаруживающий метанефридиальное происхождение. Каменистый канал образуется в тесной генетической связи со спинным каналом и спинной порой личинок иглокожих. Между тем положение спинного канала, сообщающего целом личинки с наружной средой, парность его у некоторых личинок, а также сравнение с отношениями у *Enteropneusta*, говорят о том, что *Echinodermata* обладали ранее метанефридиями, один из которых переменил свою функцию и стал служить для сообщения амбулакральной системы с внешней средой и для регулирования количества жидкости внутри амбулакральной системы.

Метанефридии *Arthropoda*

У моллюсков метанефридии сохраняют такое же ведущее значение в выделительной системе, как и у *Annelides*. Наоборот, среди *Arthropoda* более или менее типичными нефридиями обладают лишь группы, не переходящие к наземному образу жизни. Выход же на сушу в громадном большинстве случаев (кроме *Protracheata*) привел к полной или частичной редукции метанефридиев и к замене их другими экскреторными аппаратами.

Класс *Crustacea*. Новая модификация метанефридиев встречается нам в классе ракообразных в виде так называемых антеннальных и максиллярных желез. Это парные железистые образования, открывающиеся у основания второй пары антенн и второй пары максилл. В течение индивидуальной жизни у *Crustacea* обыкновенно развиваются обе эти пары выделительных органов, однако лишь в редких случаях они функционируют одновременно. Обычно же одна пара желез (у различных раков разная) работает в эмбриональных стадиях развития, изнашивается и сменяется другой во взрослом состоянии. Обе пары одинаково хорошо развиты только у взрослых морских *Ostracoda* (Bergold, 1910) и у интересного отряда *Leptostraca*, где, однако, одна пара слабее выражена. Относительно

всех прочих раков можно сказать, что максиллярная железа характеризует собой взрослых Entomostraca (Phyllopoda, Copepoda, Cirripedia), а также часть Malacostraca (Isopoda, Cumacea, Stomatopoda), тогда как антеннальные железы составляют атрибут Amphipoda, Schizopoda и Decapoda.

В общем обе пары желез устроены по одному плану, слагаясь из двух различных и по строению и по происхождению частей: целомического мешочка и нефридиального канала (рис. 333, 334). Целомический мешочек—производное мезодермы и, несомненно, есть обособившийся участок вторичной полости тела. Канал же в значительной мере эктодермального происхождения и лишь вторично вступает в связь с мешочком. Отверстие, сообщающее канал с мешочком, отвечает, как установил Vejdovsky, воронке или нефростому нефридия Annelides. Стенки нефридия Crustacea обильно омываются кровью при посредстве сети ветвящихся в них лакун. Нефридии раков имеют чисто экскреторное значение.

Большей частью по ходу выделительного органа дифференцируется несколько различных по строению и функции участков. В наиболее полном случае это деление таково: 1) целомический мешочек, 2) нефростом и 3) нефридиальный канал, слагающийся из лабиринта, собирательного канала и выводного протока. Мы рассмотрим эти участки по отдельности.

1. Целомический мешочек. Наиболее простую форму он имеет у Entomostraca, где носит характер простого, гладкостенного и неразветвленного мешочка, стенки которого состоят из богатых включениями экскреторных клеток. Это наиболее постоянная часть выделительного органа. В тех случаях, когда от эмбрионально действующей пары желез сохраняются во взрослом состоянии рудименты, то этими рудиментами являются целомические мешочки,

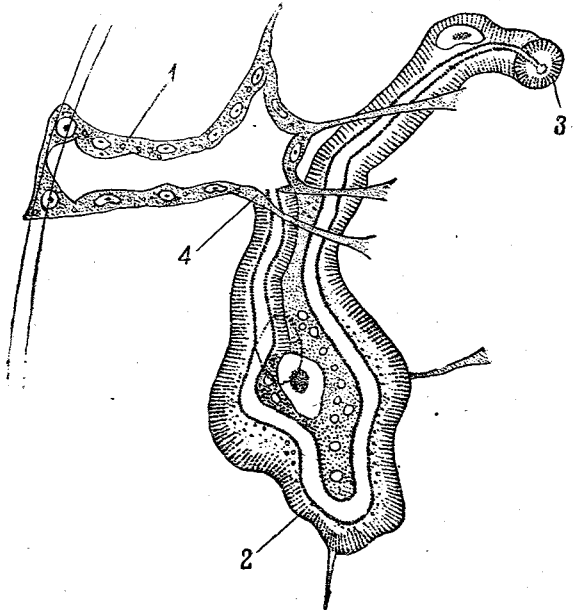


Рис. 333. Строение антеннальной железы у *Cypris strigata*.

1—целомический мешочек; 2—канал нефридия; 3—выводная пора; 4—место, отвечающее воронке нефридия (по Гроббену).

которые утратили нефридиальный канал и сообщение с внешним миром. У *Leptostraca* несколько редуцированы максиллярные железы, ибо их хорошо развитый мешочек лишен своего протока (Claus). Такое же простое строение сохраняет мешочек и у части *Malacostraca* (у *Isopoda*, *Amphipoda*, *Schizopoda* и у краба *Stenorhynchus*). Но у всех прочих *Decapoda* строение мешочка испытывает усложнение в двух разных направлениях. Физиологической первопричиной этих изменений служит тенденция к увеличению экскреторной поверхности органа.

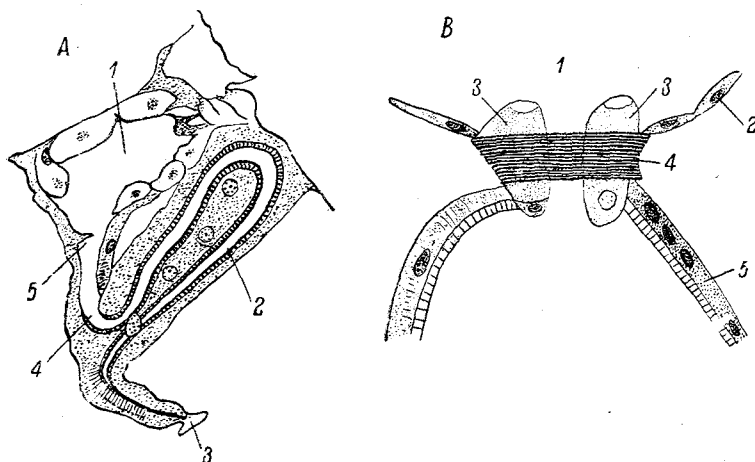


Рис. 334. А — строение максиллярной железы *Cypris*; обозначения — как на рис. 336 (по Бергольду).

5 — клапан.

В — воронка антеннальной железы *Nipharus*;

1 — целомический мешочек; 2 — его стенка; 3 — клетки воронки, образующие клапан; 4 — сфинктер; 5 — стенка нефридиального канала.

В одних случаях (*Brachyura* — *Maja*, *Pisa*, *Carcinus*; *Anomura* — *Eupagurus*, *Galathea*; некоторые *Macrura* — *Palinurus*, *Scyllarus*) эта потребность удовлетворяется тем, что мешочек образует наружу многочисленные складчатые или ветвистые выросты, придающие ему лапчатый или кустистый вид. Выросты стенок мешочка сравнительно коротки и всей своей массой внедряются глубоко в стенки тесно прилегающего к мешочку лабиринтового отдела нефридии. В других случаях наружная поверхность мешочка остается гладкой, но зато внутренняя стенка его образует многочисленные перегородки и отходящие от них вторичные перегородочки, придающие мешку губчатое строение и делящие его внутренность на камеры. Это мы находим у *Potamobius*, *Homarus* и креветок (*Carididae*). У взрослых раков стенки мешочка имеют многослойный эпителий.

2. Нефростом (рис. 334, В). В связи с полным отсутствием ресничек в теле раков, нефростом их лишается характерного призна-

ка воронки Annelides, а именно мощного ресничного покрова. Тем не менее у большинства раков нефростом не представляет простой дырки в стенке целомического мешочка, но обнаруживает известную гистологическую дифференцировку. Уже у низших раков в нем имеется род клапана, строение которого, однако, недостаточно изучено. У высших раков, главным образом трудами Vejdovsky, выяснено присутствие замыкательного аппарата, препятствующего жидкости нефридиального канала попадать в целомический мешок. Повидимому, содержимое канала оказывает вредное действие на стенки мешочка, вследствие чего и не пропускается в него. Замыкательный аппарат состоит из венчика разросшихся клеток целомического мешочка, которые либо вдаются одним концом в него, а другим — в канал нефридии, либо становятся стебельчатыми и торчат только в канал. Одна из этих клеток, кроме того, дает от себя отросток, охватывающий отверстие и содержащий в себе мускульные фибриллы. Получается явственный сфинктер, который вместе с клапаном и может закупоривать отверстие нефростома.

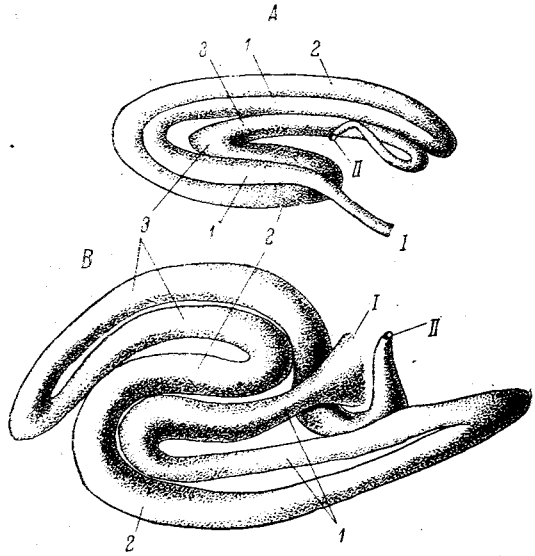


Рис. 335. Схема изгибов нефридиального канала. А — *Limnadia lenticularis*; В — *Daphnia magna*; I — нефростом; II — наружный нефропор.

1—3 — извилины канала.

3. Нефридиальный канал. Самые простые отношения мы находим в максиллярных железах пресноводных Ostracoda, а также в эмбриональных антеннальных железах Phyllopora и Corepora, где короткий канал образует простой изгиб (в виде буквы U) и лежит интрацеллюлярно внутри трех—четырех клеток. То же приблизительно имеется и у Argulus, но здесь канал уже межклеточен, а эпителий в обоих коленах имеет различный характер. У всех прочих Entomostrica канал максиллярных желез, а у Schizopoda и Amphipoda канал антеннальных сохраняет то же простое строение, но удлиняется и складывается не в одну, а в несколько петель (рис. 335); число их особенно велико у Schizopoda и Amphipoda.

Наибольшего усложнения канал достигает у Decapoda. Положение его здесь таково, что он двумя своими частями, начальной и ко-

нечной, охватывает целомический мешочек. Начальный отдел лежит под целомическим мешочком, сохраняет в эмбриональном состоянии (а у *Stenorhynchus* — и во взрослом) вид простого мешка. У взрослых Decapoda (рис. 336) он обычно разбивается перегородками на множество сообщающихся между собой камер и превращается в «лабиринт». Это камерное строение достигается тремя разными путями. В одном перегородки представляют собой самостоятельные выросты стенок лабиринта, в другом они образованы вдающимися в лабиринт

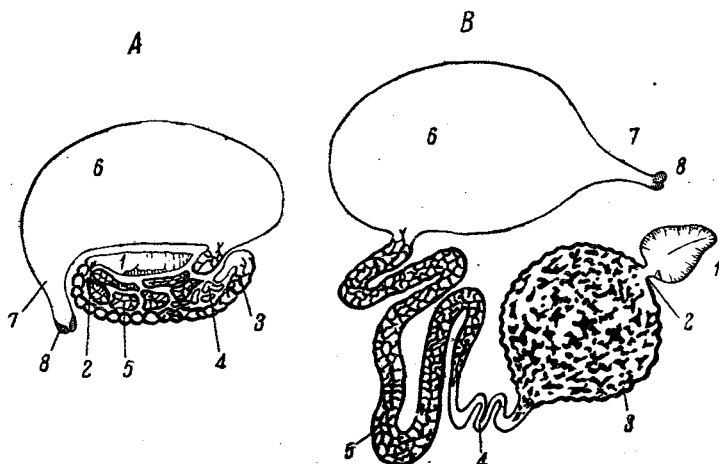


Рис. 336. Схематическое изображение антеннальной железы речного рака в ее нормальном положении (А) и в расправленном виде (В).

1 — целомический мешочек; 2 — нефростом; 3 — «зеленый канал»; 4 — промежуточный канал; 5 — «белый канал»; 6 — мочевой пузырь; 7 — выводящий проток; 8 — наружное отверстие (по М а р ш а л ю).

складками и ветвями целомического мешка; или же, наконец, оба эти процесса комбинируются. На спинной стороне целомического мешочка лабиринт переходит в большой гладкостенный *собирательный пузырь*. Однако в некоторых наиболее сложных случаях (*Potamobius*) лабиринт распадается на три отдела (зеленый канал, промежуточный канал и белый канал).

Собирательный или концевой пузырь у низших раков большей частью или слабо выражен, или отсутствует; это же наблюдается у Schizopoda, Isopoda, Amphipoda и у Gebia и Porcellana среди Decapoda. У прочих Decapoda пузырь образует самую крупную часть нефридия. У Astacidae он имеет вид простого цельного резервуара. У Galathea пузырь разделяется мощными приводящими мускулами жвал на передний и задний участки, первый из которых сообщается и с лабиринтом и с выводящим протоком. У Brachyura пузырь разрастается еще сильнее, причем передний его участок рассекается на несколько лопастей, лежащих в головогрудь. Наконец, у Paguri-

дае (рис. 337) ко всем этим частям присоединяется еще новый отдел: от обоих задних участков пузыря отходят назад длинные выросты, проникающие в брюшко (*Pagurus*) и иногда сливающиеся в нем в большой абдоминальный резервуар (*Eupagurus*). У креветок (*Carididae*) пузырь представлен только передним участком, но он сильно развивается и в одном или нескольких местах сливается с пузырем противоположной стороны тела.

Все описанные до сих пор части нефридиев несут экскреторную функцию. Самый концевой отдел выделительного органа выстлан хитиновой кутикулой, для экскреции не служит и называется *выводным протоком*. Он более или менее гистологически дифференцирован у всех раков, кроме *Phyllopoda*, где он не обособлен от остального нефридиального канала.

Экскреция и дополнительные органы выделения у раков. Нефридии содержат бесцветную или желтоватую жидкость. Содержимое целомического мешка и нефридиального канала различно по свойствам. Ни мочевины, ни мочевой кислоты, ни гуанина, т. е. обычных продуктов выделения, у раков не обнаружено. У *Maja* *Marshall* установил особую «карцинуровую» кислоту, которая ближе всего стоит к пиридинкарбоновым кислотам. Кроме того в моче найдены какие-то алкалоиды, которые при вырыскивании птицам в кровь очень быстро убивают их. Судя по кислотной реакции целомического мешка (тогда как жидкость нефридиального канала нейтральна), *Marshall* предполагает, что именно мешок выделяет карцинуровую кислоту.

Нефридий раков совершенно лишен мускулатуры, так что движение жидкости в нем вызывается только непрерывным выделением новых количеств жидкости (*vis a tergo*). Вследствие этого процесс выделения жидкости совершается редко и медленно. Тем не менее важность экскреторной деятельности ясно доказывается скорой

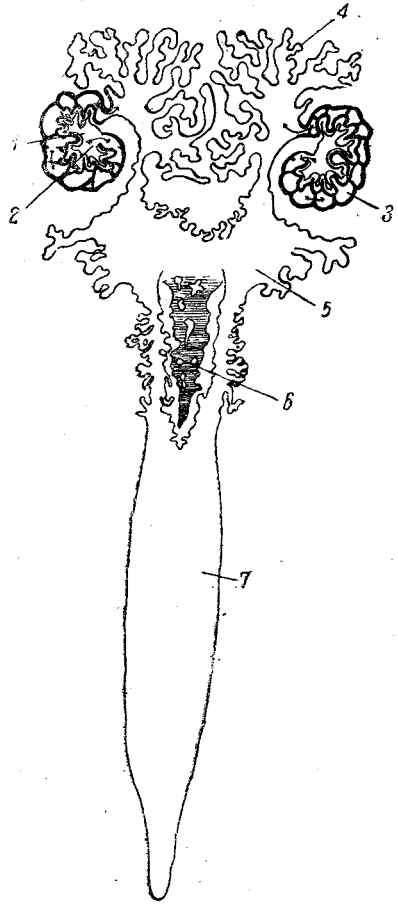


Рис. 337. Схематическое изображение выделительного аппарата *Eupagurus bernhardus*.

1 — целомический мешочек; 2 — нефростом; 3 — лабиринт; 4 — передние лопасти нефридиев; 5 — задние лопасти; 6 — поднишечная лопасть; 7 — брюшная непарная лопасть (по *Marshall*).

(через немного дней) гибелью *Potamobius* и *Maia* после затыкания выделительных отверстий.

Дополнительными экскреторными органами служат скопления особых лимфатических клеток, или экскретофоров (по терминологии

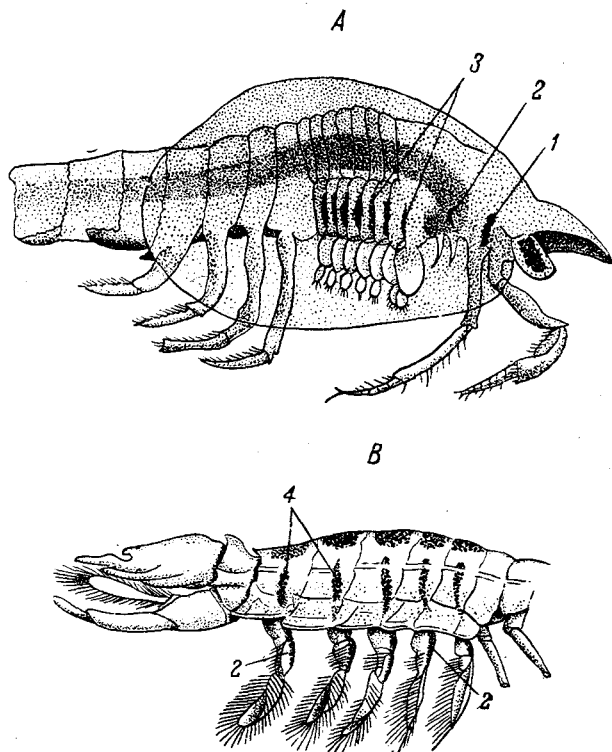


Рис. 338. А — *Nebalia* (Leptostraca).

1 — антеннальная железа (с аммиачным кармином); 2 — максиллярная железа; 3 — лимфатические жаберные железы.

В — брюшко *Squilla mantis* (Stomatopoda); изображено выделение впрыснутого аммиачного кармина в лимфатических железах.

2 — лимфатические железы у основания ножек; 4 — лимфатические железы брюшка (по Брунц).

гии С u é n o t — «нефроцитов»). Клетки содержат обычно желтые или буроватые зерна и образуют метамерные скопления у основания ножек, в жабрах и в других местах тела (рис. 338); имеются преимущественно у Malacostraca (из Entomostraca известны у некоторых Cirripedia и Copropoda). В вышеупомянутых лимфатических образованиях выделение заключается в собирании жидких экскретов и отложении их в теле клетки в виде вакуолей или в форме отвердевающих зерен. Такие образования В u r i a n (1921) предлагает

называть «атроцитарными» органами. Однако у раков имеются и другие комплексы лимфатических клеток, которые, одновременно с только что указанным типом выделения, служат также для захвата и удерживания твердых экскретов или частиц (например бактерий, туши), появляющихся в крови, — «атрофагоцитарные» органы *Urgian*. Они встречаются не только у высших, но и у всех низших ракообразных и сосредоточены, главным образом, в области сердца. Так, у *Gammaridae* атрофагоцитарные клетки сидят на внутренней и на наружной поверхности самого сердца, иногда внедряясь между мышечными волокнами (*Kowalevskij*). У других групп они, кроме сердца, имеются и в некоторых других точках тела, например в жабрах, в голове, у *Schizopoda* — в заднем сегменте тела. Случаев, когда атрофагоциты отсутствуют в сердечной области, присутствуя в других частях тела, очень мало (*Nebalia*, *Artemia* по *Gruntz*).

Наконец, у многих раков печеночные выросты тоже принимают участие в выделении, что особенно ясно видно у *Decapoda*. У некоторых крабов найдено выделение печенью значительных количеств мочевой кислоты.

При инъекциях красок-индикаторов стенки целомического мешка выделяют аммиачный кармин, а таковые нефридиального канала — индигокармин. Клетки клапанов нефростома вообще не окрашиваются, т. е. не имеют выделительной функции. Клетки лимфатических железок воспринимают аммиачный кармин. Твердые вещества (тушь и др.), как только что сказано, собираются в атрофагоцитарных образованиях совместно с вакуолями аммиачного кармина.

Метанефридии *Protracheata*. Это последний класс *Arthropoda*, обладающий несомненными и притом более или менее типичными метанефридиями. Выделительная система *Protracheata* состоит из многих пар сегментарных органов, число которых варьирует в зависимости от числа сегментов тела, от пятнадцати до сорока. Каждый сегмент, начиная с первого послеротового и вплоть до последнего безногого анального членика, несет пару нефридиев.

Эти органы в пределах небольшой группы *Protracheata* обнаруживают замечательную пластичность, приспособляясь к несению весьма разнообразных физиологических функций (рис. 339). Мы остановимся поэтому на них несколько подробнее. Наиболее типичным строением обладают нефридии среднего отдела тела, от *VIII* и до *III* с конца сегментов. Такой нефридий (*Buxton*, 1913) состоит из следующих частей (рис. 339, А). Он начинается мешочком, представляющим собой обособившийся участок целома (ср. *Crustacea*). Мешочек снабжен широким нефростомом, переходящим в петлеобразный канал, или лабиринт; клетки канала обладают медианно лежащими ядрами и продольно исчерчены. Лабиринт образует несколько изгибов, причем на самом месте первого сгиба в канал вставляется особый секреторный участок с высокими, неисчерченными клетками, в которых ядра лежат базально. Лабиринт переходит во вздутие, собирательный пузырь, который при помощи короткой выводной трубки открывается на-

ружу в основании ноги данного сегмента. К. С. Schneider находил на известном протяжении лабиринта две полосы мерца-

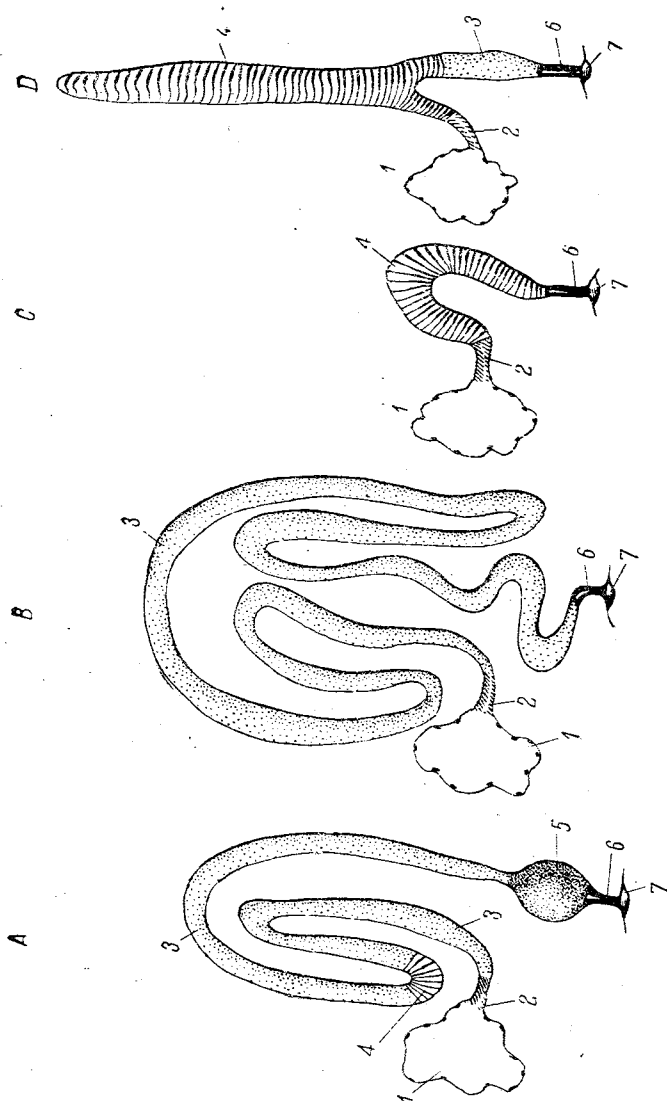


Рис. 339. Схема строения различных нефридиев *Protascheata*. А—типичный нефридий среднего отдела тела; В—нефридий VI и VII сегментов; С—нефридий III—V сегментов; D—нефридий II сегмента, или слюнные железы.
1 — мешочек; 2 — нефростом; 3 — лабиринт; 4 — секреторный участок; 5 — собирательный пузырек; 6 — выводная трубка; 7 — выделительное отверстие. (Оригинал.)

тельных клеток, что представляло бы значительный интерес ввиду отсутствия ресничек у всех *Arthropoda*; однако прочие исследователи умалчивают о наличии ресничек в нефридии.

Нефридии VI и VII сегментов (рис. 339, В) видоизменяются, приобретая необычайно длинный и извитой лабиринт, но теряя его секреторный участок, а также и собирательный пузырек.

В III, IV и V сегментах (рис. 339, C), а также в сегментах последних пар ног, напротив, лабиринт утрачивается, и нефростом открывается прямо в короткий канал, который по строению сходен с секреторным участком; далее следует непосредственно выводная трубка.

Нефридии II туловищного сегмента превращаются в пару так называемых *слюнных желез*, впадающих общим отверстием в ротовую полость (рис. 339, D). Нефростом их мешочка переходит в крайне длинный слепой мешок, или трубку, тянущуюся вплоть до заднего конца тела. Весь этот слепой мешок выстлан высокими клетками, подобно имеющимся в секреторном участке. От начального (переднего) отдела слепого мешка отходит канал с продольно исчерченными клетками (т. е. эквивалент лабиринта), при помощи выводной трубки впадающий в ротовую полость.

В первом посторальном (челюстном) сегменте имеется два слепых канальца, открывающиеся в ротовую полость, которые тоже рассматриваются как измененные нефридии. Наконец даже относительно антеннального сегмента имеются сведения, что во время эмбриогенеза в нем имеются преходящие рудименты нефридиев.

На предпоследнем сегменте нефридии, видимо, отсутствуют; однако, на самом деле, за счет соответственной пары их развиваются открывающиеся именно в данном сегменте половые протоки.

Наконец в последнем сегменте располагаются две анальные железы, сообщающиеся с внешней средой по бокам порошицы (Evans, 1902); они тоже должны быть рассматриваемы как измененные нефридии. У *Peripatopsis capensis* соответственная пара желез, повидимому, сместилась и открывается в семеизвергательный канал, т. е. одна пара нефридиев — в протоки другой; такое смещение объясняют укорачиванием заднего конца тела.

Таким образом один и тот же первоначально однозначный набор органов строго экскреторного характера принимает на себя впоследствии, кроме того, функции: слюнных желез, анальных желез, половых протоков. Гомология нефридиев *Protracheata* таковым раков явствует из всего их строения.

Физиология нефридиев *Protracheata* плохо изучена. Только Bruntz (1903) делал опыты впрыскивания аммиачного кармина и индигокармина. Первый выделяется клетками целомического мешочка, опыты со вторым остались безрезультатными.

Коксальные железы и их дериваты

Название «коксальных желез» ведет начало от Ray Lankester (1882), который под этим названием описал некоторые железы у *Limulus* и *Arachnoidea*. Более подробным описанием коксальных желез у *Arachnoidea* мы обязаны Sturany (1891) и особенно Buxton (1913—1917). В общем коксальные железы — гомологи выделительных органов *Crustacea*, т. е. в конечном итоге гомологичны метанефридиям. Однако это — метанефридии на их

закате, ибо во взрослом состоянии они обыкновенно более или менее редуцируются, утрачивая выводное отверстие и т. п.

Класс Palaeostraca. У мечехвостов по бокам от кишечника на протяжении от второй до пятой пары ног располагается два красных железистых образования (рис. 340). Каждое складывается из четырех железистых лопастей, соединенных губчатым «столоном», который продолжается в извитой канал, расширенный в своем концевом отделе и открывающийся наружу хитинизированным протоком. Отверстие последнего лежит у основания пятой пары ног. Во время онтогенеза по Kingsley (1893) на внутреннем конце железы ясно виден клеточный мешочек. Относительно четырех долей железы имеются разногласия. По Kingsley, они возникают в виде выпячиваний железистого канала, так что коксальные железы обязаны своим происхождением только целомическим мешкам сегмента пятой пары ног. По Patten и Hazen, эти четыре вырастают от зачатков мешков, лежащих впереди пятой пары ног сегментов, которые соединились с железами сегмента пятой пары конечностей. В таком случае коксальная железа мечехвостов есть образование сложное, принадлежащее нескольким метамерам.

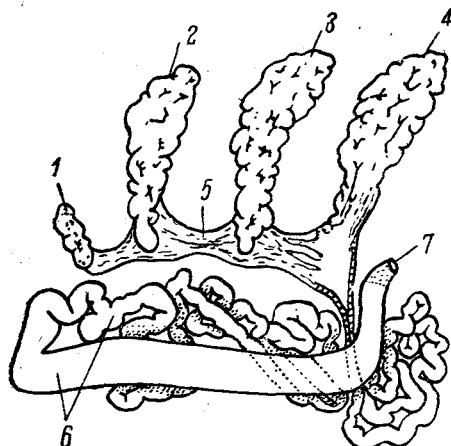


Рис. 340. Схема строения коксальной железы *Limulus polyphemus*.

1—4 — четыре доли железы; 5 — соединяющий их железистый тяж; 6 — длинный выделительный канал; 7 — наружная выводная пора (по Patten).

Класс Arachnoidea. Во взрослом состоянии паукообразные имеют одну — две пары коксальных желез (рис. 341). В последнем случае обе пары обладают либо самостоятельными отверстиями, либо с каждой стороны обе железы впадают в один общий проток. Строение желез может быть выведено из структуры разных типов нефридиев Protracheata. В этом отношении Arachnoidea можно разбить на две большие группы. У одной из них (Scorpionidea, Araneina, Phalangida, Pedipalpi, может быть и Pseudoscorpionidea) железы построены по типу больших нефридиев (VI и VII сегментов *Peripatopsis*); у другой группы (Solpugidea, *Koenenia*) коксальные железы напоминают сложные железы Protracheata. Действительно, у первых железа состоит из целомического мешочка, нефростома, извитого канала, или лабиринта, иногда (Phalangidea) расширяющегося в собирательный пузырь, и из выводного протока. Целомический мешочек и лабиринт мезодермального происхождения. У вто-

рых (Solpugidea) между нефростомом и лабиринтом вставлен длинный слепой мешок с высоким секреторным эпителием.

Коксальные железы могут открываться на различных сегментах, но чаще всего на *III* или на *V* (т. е. на сегментах первой или третьей пары ходных ног). На *III* сегменте они открываются у *Araneina Dipneumones*, *Pedipalpi*, *Phalangidea*; на *V* — у *Araneina Tetrapneumones* и *Scorpionidea*. У *Hydrachnidae* отверстия коксальных желез лежат на *II* сегменте, а у *Pseudoscorpionidea* — на *IV*. У *Solpugidea* единственная пара желез принадлежит, по одним данным, *II* сегменту (т. е. сегменту педипальп), по другим — *III* сегменту.

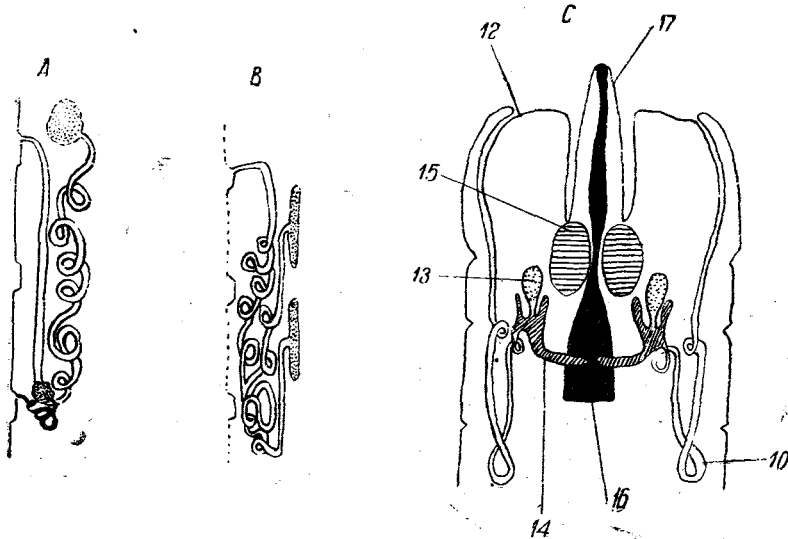


Рис. 341. Коксальные железы Arachnoidea (схемы). *A* — *Charontinae* (Pedipalpi); *B* — *Thelyphonus caudatus* (Pedipalpi); *C* — *Galeodes* (Solpugidea).

10 — лабиринт; 12 — выводной проток железы; 13 — мешочек; 14 — концевой мешок железы, задний вырост не изображен; 15 — надглоточный ганглий; 16 — кишка; 17 — rostrum (из Кюкенталя).

У немногих пауков (*Dysdera* и некоторые другие) и у части *Pedipalpi* (*Charontini*) имеются две пары желез с двумя парами отверстий, хотя у *Charontini* задняя пара желез мельче, чем передняя. У прочих *Pedipalpi* (*Thelyphonini*) две пары желез открываются одной парой пор на *III* сегменте.

Метамерный характер желез, как видно, ясно доказывается тем, что в случае наличия даже одной пары желез она может открываться на разных сегментах, а значит принадлежать то одному, то другому членику. В пользу метамерности говорят и некоторые эмбриологические данные. Коксальные железы суть сохранившиеся в разных участках тела остатки когда-то метамерно расположенных органов, а именно метанефридиев.

При инъекции красок-индикаторов коксальные железы реагируют так же, как метанефридии раков. Целомический мешочек выделяет аммиачный кармин, лабиринт — индигокармин (К о в а л е в с к и й). По работе В ö g n e r над *Redipalpi* следует, что у них коксальные железы обслуживают экскрецию переднего участка тела, а мальпигиевы сосуды — среднюю и заднюю.

Отметим, что коксальные железы *Arachnoidea* отнюдь не следует смешивать с железами *Protracheata* и *Myriapoda*, которые тоже

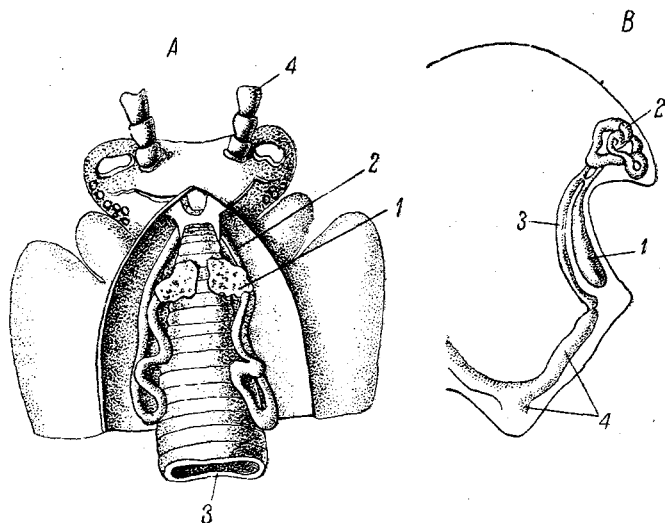


Рис. 342. А — передний конец тела *Glomeris marginata*, вскрытый со спины.

1 — концевой мешочек «слюнной железы»; 2 — петлеобразный лабиринт; 3 — пищевод; 4 — основания антенн.

В — поперечный разрез через голову *Machilis* с врисованной «лабиальной железой».

1 — мешочек; 2 — извитая часть канала; 3 — прямая часть канала; 4 — выводной проток (по Б р у н ц).

лежат на коксах, т. е. на основных члениках ног, но имеют чисто эктодермальное происхождение. Эти железы являются кожными образованиями, которые, по мнению некоторых авторов, можно скорее сравнивать с щетинковыми железами.

Класс Myriapoda. В ротовую полость многоножек или в окрестность рта открывается от трех до четырех пар так называемых *слюнных желез* (рис. 342). Эти железы, лучше всего изученные у *Diplopoda*, по крайней мере частично являются гомологами коксальных желез. Передние две пары, слабее развитые, представляют собой простые трубчатые или трубчато-гроздевидные (И с а е в — у *Polyxenus*) железы, открывающиеся в переднюю часть ротовой полости. Ввиду того что онтогенез их неизвестна, а строение очень

упрощено, гомоолгия этих желез коксальным железам *Arachnoidea* не установлена.

Третья пара желез в своем наиболее сложном виде (*Glomeris* — по *Bruntz*, *Craspedosoma* — по *Wenrich*, 1909) уже анатомически напоминает коксальные железы, состоя из мешочка (тоже выделяющего аммиачный кармин) и петлеобразного лабиринта, отверстия которого лежат у основания нижней губы (*gnathochilarium*). У других *Diplopoda* (*Polyxenus*, по *Исаяву*, *Polyzonium*, по *Римскому-Корсакову*) строение этих желез упрощается, повидимому, путем редукции мешочка. И строение и мезодермическое происхождение (мешочка) третьей, или так называемой *тубулёзной* пары желез, доказанное *Heathcote* (1886), а также *Neumons* (1901) для *Scolopendra*, позволяют определенно приравнивать их коксальным. Правда, *Лигнау* (1911) склонен производить эти железы из эктодермы, но ранние стадии их закладки, повидимому, не были захвачены этим исследователем. У *Chilopoda* может быть до пяти пар головных желез, одна из которых тоже обладает концевым тонкостенным мешочком.

Класс Insecta. У *Apterygota* мы тоже встречаемся с двумя типами головных желез, которые подробно изучены *Bruntz* (1904) и *Филипченко* (1908). *Apterygota* имеют несколько пар головных желез. Большинство их очень простого строения и должны рассматриваться как железы кожного происхождения. Но одна пара, открывающаяся у основания нижней губы, повторяет собой строение тубулёзных желез *Diplopoda*. Так, у *Ctenolepisma* эти железы состоят из мешочка, выделяющего аммиачный кармин, и извитого канала, окрашивающегося при инъекциях индигокармином. Это несомненно гомолог коксальных желез. Кроме *Ctenolepisma* такие железы найдены у *Machilis* (рис. 342, В) и др. У *Pterygoneura* имеются различные головные железы, но гомологов коксальных желез среди них, повидимому, не сохранилось (*Суслов*).

Головными железами насекомых замыкается круг изменений, испытываемых метанефридиями.

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ

Эти органы представляют собой выделительный аппарат, вырабатывавшийся у наземных *Arthropoda* и явившийся у них на замену постепенно атрофирующимся коксальным железам. В некоторых случаях хорошо видно соотношение между развитием тех и других экскреторных аппаратов. Мальпигиевы сосуды имеются у *Arachnoidea*, *Myriapoda* и *Insecta*. Они всегда имеют вид слепых выпячиваний кишечника, находящихся на границе средней и задней кишок. Открытые в 1669 г. Мальпиги сосуды эти сначала считались печеночными придатками и лишь позднее была выдвинута на первый план их выделительная функция.

Класс Arachnoidea (рис. 343). Паукообразные чаще всего обладают одной парой мальпигиевых сосудов, что мы находим у *Solpu-*

gidea, Pedipalpi и части клещей (Ixodidae, Gamasidae, Tyroglyphidae).

У Araneina имеются две пары сосудов, но оба сосуда каждой стороны впадают в кишку совместно. Наконец у Scorpionidea две пары мальпигиевых сосудов вполне самостоятельны. У целого ряда паукообразных — Phalangidea, Pseudoscorpionidea и части клещей — сосуды отсутствуют. У Phalangidea это отсутствие, быть может, возможно поставить в связь с хорошим развитием функционирующих коксальных желез.

У клещей сосуды образуют неветвящиеся, но иногда довольно сильно извитые трубки, изгибами своими заходящие даже в основания ног. У прочих Arachnoidea они довольно сильно ветвятся. Вог-

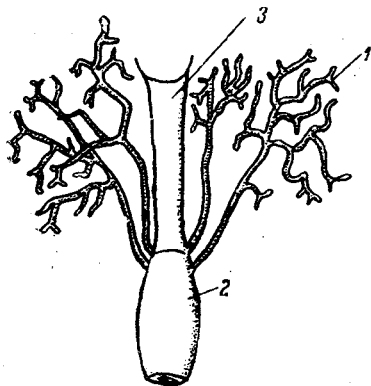


Рис. 343. Средняя и задняя кишка *Araneus (Epeira) diadematus*.

1 — мальпигиевы сосуды; 2 — ректальный пузырь; 3 — средняя кишка (по Венециани).

образных и в другом, гораздо более важном отношении отличны от таковых у насекомых. Они энтодермального происхождения и возникают от зачатка средней кишки в то время, когда он еще не пришел в связь с задней кишкой. Наоборот, у Insecta — это несомненные выросты эктодермальной задней кишки. Очень любопытно, что у этих двух групп членистоногих органы одинакового физиологического значения и одинакового анатомического положения возникают из совершенно разного источника. Физиологическая потребность — одинаковая у групп одного, в общем, происхождения и одинакового образа жизни (наземного) — вызывает к существованию аналогичные образования.

Вряд ли можно признать удачными попытки гомологизировать мальпигиевы сосуды паукообразных слепым выпячиванием средней кишки некоторых раков (Amphipoda). Это, несомненно, совершенно независимо друг от друга возникшие образования.

Интересны анатомические отношения мальпигиевых сосудов у некоторых клещей. У Prostigmata два слитных на заднем конце со-

обращают внимание на то, что веточки мальпигиевых сосудов первой пары распространяются почти исключительно среди долек печени. Печень Arachnoidea является местом интенсивного обмена веществ, а потому в ней, очевидно, и скопляются в большом количестве подлежащие выведению экскреты. Поэтому Bordas предлагает прямо называть мальпигиевы сосуды мочевыми канальцами печени. С этой точки зрения мальпигиевы сосуды насекомых, ветвящиеся во всем теле, имеют несколько иную физиологическую функцию, обслуживая экскрецию всего организма. Впрочем мальпигиевы сосуды пауко-

суда открываются на заднем конце тела наружу общим отверстием, тогда как средняя кишка замкнута слепо, а задней у взрослых особей нет вовсе. Повидимому выделительная пора отвечает бывшей клоаке.

Стенки мальпигиевых сосудов состоят из однослойного эпителия; клетки сравнительно плоские, несколько выпячивающиеся в просвет сосуда.

Экскреция и дополнительные органы выделения паукообразных. Продуктом выделения паукообразных служит гуанин, который скапливается не только в мальпигиевых сосудах, но и в кишке и в других частях тела. Он имеет вид сферических, концентрически слоистых конкреций. Гуанин проникает у пауков в большом количестве в гиподерму, а Bonnet у *Ixodidae* описывает даже настоящую кожную экскрецию, при которой гуанин в жидком виде проникает через стенку тела наружу и выкристаллизовывается на наружной поверхности хитиновой кутикулы.

Помимо коксальных желез и мальпигиевых сосудов, участие в выделении принимают отдельные экскреторные клетки (атроциты или нефроциты). Они рассеяны в соединительной ткани всего тела, а также и в конечностях. Кроме того эти клетки в большом количестве приурочены к кровеносной системе: у скорпионов сидят по бокам сердца, у пауков — по бокам аорты в головогрудь. Нефроциты содержат в себе желтоватые включения, а при инъекции выделяют аммиачный кармин. В соединительной ткани рассеяны и отдельные фагоцитарные клетки, которые, кроме аммиачного кармина, поглощают тушь и бактерий. У скорпионов имеются более концентрированные фагоцитарные органы в виде непарной лимфатической железы, лежащей над нервной цепочкой, и двух боковых желез. Железы, по наблюдениям Ковалевского, поглощают впрыснутую тушь. У более примитивного семейства *Buthidae* имеют непарную лимфатическую железу из отдельных узелков, тогда как у прочих скорпионов узелки сливаются в продольный шнур на протяжении всего переднебрюшья. Железы находятся в тесной связи с наднервной артерией, образуя как бы спинные выпячивания последней.

Класс Myriapoda. Многоножки обладают простыми трубчатыми и неветвящимися мальпигиевыми сосудами эктодермального происхождения (рис. 344). У *Chilopoda* их две пары, у прочих групп одна, у некоторых *Rauropoda* они совсем отсутствуют. Продуктом экскреции сосудов служат мочева кислота и ее соли, а также, повидимому, щавелевокислый кальций. Таким образом по характеру выделений многоножки идентичны с насекомыми и отличаются от паукообразных.

Помимо мальпигиевых сосудов в выделении принимает участие жировое тело (стр. 576), клетки которого содержат конкреции мочевой кислоты, а также пара лимфатических тяжей, сопровождающих мальпигиевы сосуды. Наконец по бокам сердца лежат группами или в виде сплошных полосок так называемые перикардальные

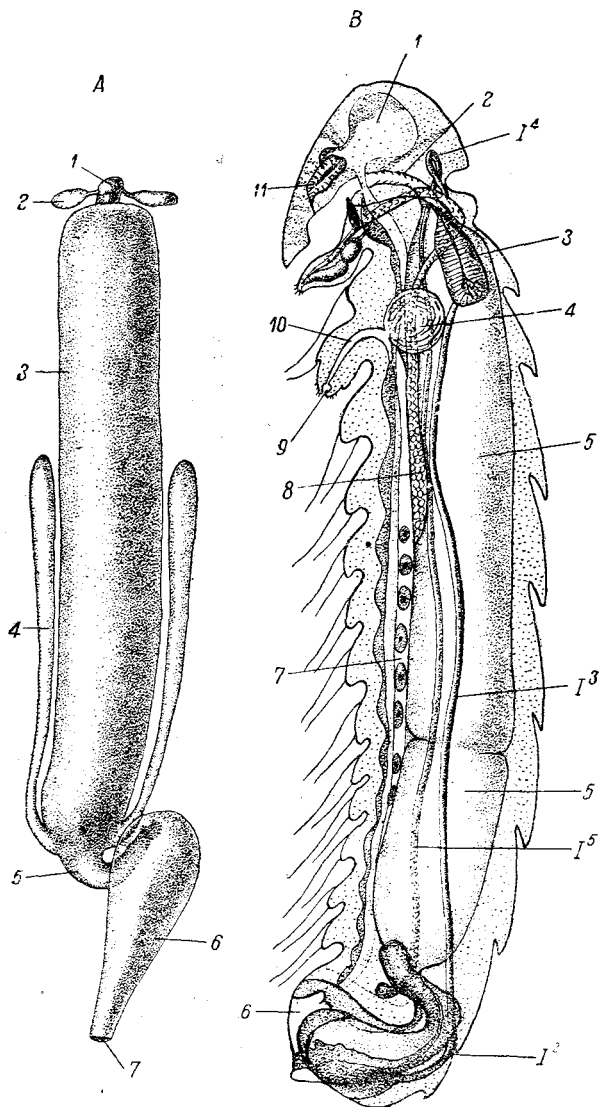


Рис. 344. А — кишечник *Pauropus huxleyi*.

1 — передняя кишка; 2 — слюнные железы; 3 — средняя кишка; 4 — мальпигиевы сосуды; 5 — задняя кишка; 6 — ректальный пузырь; 7 — порошица.

В — сагиттальный разрез через *Polyxenus* (Diplopoda).

1 — мозг; 2 — пищевод; 3 — задняя слюнная железа; 4 — семяприемник; 5 — средняя кишка; 6 — задняя кишка; 7 — яичник; 8 — яйцевод; 9 — женское отверстие; 10 — влагалище; 11 — передняя слюнная железа; 12 — мальпигиевы сосуды; 13 — начальная утолщенная часть; 14 — восходящее колено; 15 — место сгиба; 16 — нисходящее колено и степной конец мальпигиева сосуда (А — по Кеньону, В — по Исаеву).

клетки, имеющие то же значение, как и одноименные образования у насекомых (стр. 575).

Классе Insecta обладает наиболее сильно и разнообразно развитой системой мальпигиевых сосудов (рис. 345). Они отсутствуют только у Collembola и Aphidae; у Campodea на их месте в стенке кишки расположен венчик особых экскреторных клеток. У всех прочих насекомых мальпигиевы сосуды имеются, варьируя от двух (личинки некоторых Hymenoptera, некоторые бабочки) до ста и даже более (Blattodea, Locustidae). На основании этого признака насекомых можно даже делить на Oligonephria с числом мальпигиевых сосудов меньшим восьми (Coccidae — два, Diptera, Thysanura, Cycadina и др. — четыре, Lepidoptera — шесть, Coleoptera — четыре или шесть; непарные числа встречаются лишь у некоторых Diptera; например у Culicidae пять) и на Polynephria с числом сосудов, превышающем восемь (Odonata — двадцать, Perlidae —

сорок—пятьдесят, Blattodea — девяносто—сто двадцать, многие взрослые Нymenoptera — до ста пятидесяти). Число и величина мальпигиевых сосудов, согласно правилу *Siroudot*, обратно пропорциональны: большее число их коррелятивно связывается с малыми размерами.

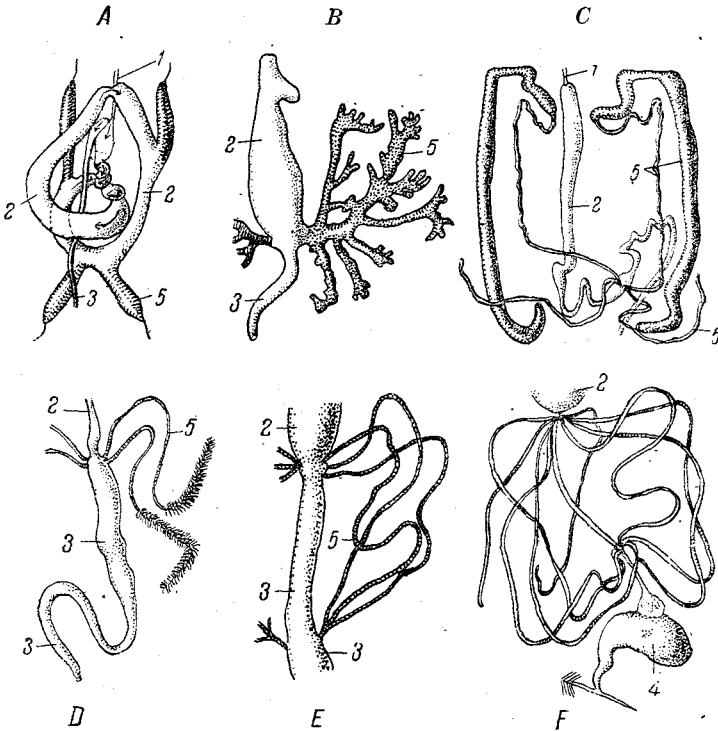


Рис. 345. Мальпигиевы сосуды насекомых. А — *Psylla mali*; В — *Galleria mellonella*; С — личинка *Myiatropa florea*; D — *Melolontha vulgaris*; E — *Oedemera dispar*; F — *Myrmeleon formicarius*.

1 — пищевод; 2 — средняя кишка; 3 — задняя кишка; 4 — прямая кишка; 5 — мальпигиевы сосуды (из Вебера).

Многие авторы (*Veneziani*, *Weber* и др.) думают, что мальпигиевы сосуды возникли из одной пары первоначальных зачатков, которые потом путем разветвления распались на большое число отдельных трубочек. Принимая во внимание, что большое число сосудов имеется у многих низших групп *Insecta*, а именно *Odonata*, *Ephemeroptera*, *Blattodea*, мы полагаем, что имел место обратный процесс, а именно олигомеризация мальпигиевых сосудов с увеличением их в размерах. Эту же мысль подтверждают и *Apterygota*. Вообще уменьшение размеров тела сопровождается редукцией многих органов, в том числе и мальпигиевых сосудов. В связи с этим у *Collembola* сосуды отсутствуют вовсе, но у *Thysanura* их четыре—восемь,

а у *Campodea* — даже шестнадцать, т. е. и часть *Apterygota*, не смотря на малые размеры, относится к *Polynephria*.

В типичных случаях мальпигиевы сосуды имеют вид тонких трубочек равной величины и одинакового диаметра на всем протяжении. Они впадают в кишечник на границе средней и задней части кишки и имеют эктодермальное происхождение. Места впадения отдельных сосудов иногда раздвигаются, и они впадают в кишечник на разных уровнях (*Psyllidae*); или же, наоборот, целые пучки сосудов отходят от кишки общим основанием (*Grylloidea*). Изредка попадаются сосуды разветвленного характера (*Phora*, *Galleria mellonella*), или с мелкими придаточными дивертикулами (*Lamellicornia*). Иногда, хотя и редко, сосуды дифференцированы на две разные категории, или по цвету (белые и желтые у некоторых жуков), или по размерам и функции. Так, у *Chrysomelidae* только четыре длинные сосуда выделяют индигокармин и участвуют в выделении мочевой кислоты, а два короткие не красятся краской и, быть может, служат для секреции.

Наконец встречаются насекомые, у которых свободные концы сосудов на большем или меньшем протяжении прирастают к кишке, так что образуются арки (личинки *Myrmeleon* и др.).

Мальпигиевы сосуды выстланы слоем крупных клеток, часто с исчерченным строением плазмы и с многочисленными включениями (рис. 346). Цвет включений желтый, бурый или даже черный. Свободные концы клеток обладают палочковой каймой. Сосуды снабжены тончайшей мышечной обкладкой и вследствие этого могут сокращаться и изгибаться. Снаружи сосуды одеты тончайшей собственной оболочкой (*tunica propria*).

Относительно происхождения мальпигиевых сосудов *Weber* высказывает предположение, что они берут начало от двух нефридиев, внятившихся вместе с зачатком задней кишки внутрь тела. Предположение это следует считать неудачным. Против него говорят и полное отсутствие участия мезодермы в построении мальпигиевых сосудов и энтодермальный характер сосудов у *Arachnoidea*. Как мы уже говорили, мальпигиевы сосуды — новообразования, замещающие нефридии и формирующиеся из разных источников у всех групп *Arthropoda* выходящих на сушу.

Экскреция и дополнительные органы выделения у *Insecta*. Состав выделений насекомых в общих чертах установил еще в 1874 г. *Plateau*. Он обнаружил мочевую кислоту и ураты натрия, калия, кальция и аммония, а также углекислоту и щавелевокислоту известь. Выделение в смысле своей консистенции варьирует от прозрачной, почти лишенной включений жидкости, до густой кашицы мочекислых конкреций. *Sirodot* отметил связь консистенции экскретов с некоторыми другими признаками. Так, чем длиннее сосуды, тем богаче их содержимое конкрециями. Далее, сосуды очень подвижных и быстро движущихся насекомых (например *Hymenoptera*) почти не содержат конкреций. Наоборот, мало подвижные формы (например гусеницы или летающие короткое время сумереч.

ные бабочки) содержат конкреции в избылии. Можно даже экспериментально достичь изменения консистенции конкреций. Приводя сверчков и жуужелиц в состояние вынужденного покоя, Sirodot вызывал у них массовое появление мочекислых конкреций в сосудах. Мочевая кислота выделяется в ромбических пластинках, мочекислый аммоний — в красивых игольчатых друзах, шавелевокислая известь — в бипирамидках.

Интересно, что иногда выделение сосудов служит для импрегнирования оболочки куколки (Diptera), а у личинок *Planipennia* они выделяют даже шелк, служащий для построения коконов.

При инъекции красок мальпигиевы сосуды выделяют индигокармин.

Во время метаморфоза мальпигиевы сосуды ведут себя различно. В одних случаях сосуды личинки непосредственно переходят в таковые имаго, в других — они совершенно гистолизируются и возникают у имаго заново в виде выпячиваний кишки. Экскреторная деятельность сосудов во время метаморфоза прекращается.

Дополнительными органами выделения насекомых служат прежде всего *перикардальные клетки*. Они располагаются либо на сердечной диафрагме, между крыловидными мышцами, либо в самом перикардии, в тесном соседстве с сердцем, или, наконец, даже внутри сердца. Они большей частью многоядерны и имеют групповое расположение. При инъекциях красок обнаруживаются две категории перикардальных клеток. Одни вбирают аммиачный кармин и носят характер нефроцитов (атроцитов), тогда как другие фагоцитируют тушь, т. е. твердые вещества. Совместно они образуют как бы фильтр, очищающий кровь перед ее поступлением в сердце. Быть может выделительной функцией обладают и энциты,

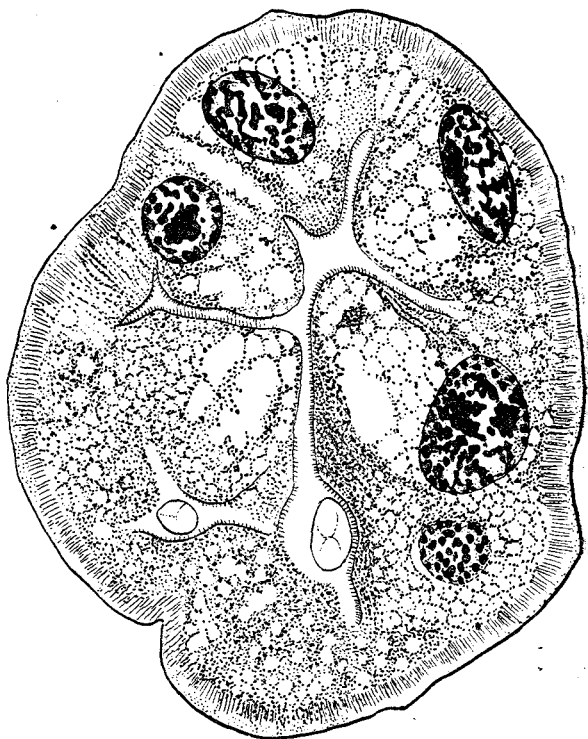


Рис. 346. Поперечный разрез через мальпигиев-сосуд насекомого (по Норденшильду).

клетки эктодермального происхождения, но большей частью отрывающиеся от эктодермы и поступающие в жировое тело или в кровь. Они не реагируют на обычные красочные инъекции и быть может скорее служат целям внутренней секреции. Наконец несомненное выделительное значение имеет жировое тело насекомых.

Жи р о в о е т е л о представляет собой более или менее неправильное скопление клеток, залегающих между внутренними органами насекомых. Оно происходит из зачатков, которые отщепляются от брюшной стенки целомических мешков и, таким образом, закладываются метамерно. Впоследствии, однако, отдельные зачатки сливаются друг с другом, и тогда выступает скорее другая закономерность в расположении жирового тела: оно делится на поверхностный париетальный и глубокий висцеральный слой, окружающий кишечник. Во взрослом состоянии у большинства насекомых и эта правильность нарушается — расположение жирового тела становится беспорядочным. Жировое тело образуют крупные, округлые или полиэдрические жировые клетки, содержащие в себе многочисленные капли нейтрального жира. Скопления этих клеток складываются в неправильные комки, лопасти, пластинки, залегающие между внутренностями и переплетенные густой сетью трахей. Наряду с накоплением жировых запасов это образование служит и для аккумуляции экскретов (а именно мочекислых солей) в виде почки накопления. Отложение мочекислых солей происходит либо в обычных жировых клетках, либо в особых мочевых клетках, которые лишены жировых включений и рассеяны между жировыми. Мочекислые конкреции собираются, главным образом, в париетальном слое жирового тела. Особенно ясны различия между мочевыми и жировыми клетками у *Collembola* (**Ф и л и ч е н к о**), где мочевые клетки достигают 160 μ в диаметре, что, быть может, находится в связи с отсутствием у *Collembola* мальпигиевых сосудов. У прямокрылых наблюдалось, что с возрастом количество мочевых конкреций в жировом теле ясно увеличивается, т. е. что здесь, действительно, происходит накопление экскретов.

Мочевые клетки жирового тела не воспринимают ни аммиачного кармина, ни индигокармина, ни туши.

Большое значение в выделении насекомых имеют, повидимому, многие процессы, на первый взгляд не имеющие прямого отношения к этой функции. К ним в первую очередь надо отнести явление линьки — периодическое сбрасывание хитинового покрова, сопровождающее рост насекомого. Значительное содержание в хитине азота, а часто и неорганических солей позволяет считать сброшенную кутикулу в известной степени типичным экскретом. Различные выделения многочисленных кожных желез (например восковые, лаковые и т. п. у тлей и червецов), отложение пигмента в кожных покровах, помимо их прямого биологического значения, имеют и значение в качестве одного из путей выведения из организма различных отбросов его жизнедеятельности. Так, мочевая кислота и ее соли обуславливают белую и желтую окраску бабочек-

белянок или образуют соответствующих цветов рисунок у некоторых гусениц. Подобную «утилизацию» экскретов можно рассматривать как весьма совершенное биологическое приспособление.

АБЕРРАНТНЫЕ ОРГАНЫ ВЫДЕЛЕНИЯ

Выделительная система круглых червей. Несмотря на сравнительно сильное развитие выделительной системы Nematodes, она состоит из модифицированных кожных желез.

Для выделения у них служат обычно два продольные боковые канала, которые под глоткой соединяются поперечной перемычкой, так что получается фигура буквы Н с укороченными передними ветвями (Oxyuridae, Strongylidae). От перемычки отходит выводной канал, открывающийся порой на брюшной стороне. Передние ветви каналов могут совсем редуцироваться (рис. 347) или развиваются асимметрично. Так, у *Ascaris rotundata* левый канал значительно длиннее правого, а у многих Ascaridae, Heterodera, Tylenchus остается лишь боковой канал одной стороны. Наконец боковые каналы вообще исчезли у Diocotophymoidea, Trichuroidae, многих Mermithidae и др. Просвет каналов выстлан плотной мембраной, имеющей толстую плазматическую обкладку (рис. 348, А). На своих внутренних концах каналы всегда слепо замкнуты; наружные концы каналов изредка (*Ankylostoma*) бывают несколько расширены («мочевые пузыри») и снабжены побочными разветвлениями.

В плазматической обкладке обоих каналов в громадном большинстве случаев содержится лишь одно ядро, лежащее на одном (чаще левом) из плеч поперечной перемычки (рис. 347 и 349). Стенки короткого выводного канала образованы двумя гиподермальными клетками, т. е. вся система состоит лишь из трех клеток. Только у *Cuscutan* каналы окружены множеством мелких ядер.

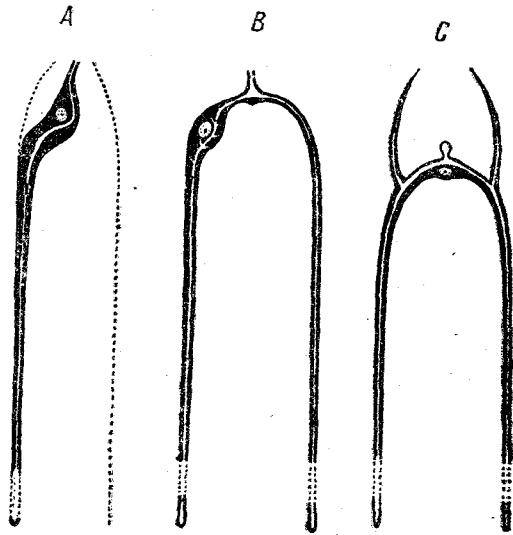


Рис. 347. Выделительные железы паразитных нематод. А—односторонняя клетка у *Porrocaicum obtusicaudatum*; В—двусторонняя клетка с асимметрично расположенным ядром у *Ascaris megaloccephala*; С—двусторонняя клетка с передними отростками и симметрично лежащим ядром у *Oesophagostomum inflatum* (по Головину).

У некоторых видов *Rhabditis*, кроме обычных каналов, в заднем конце тела имеется еще пара маленьких каналов, открывающихся недалеко от порошицы непарной или парной порой.

Выделительные каналы *Nematodes*, несомненно, имеют кожное происхождение, как о том свидетельствует и их развитие и их большое сходство с одноклеточной брюшной железой многих *Anguilliformes*. Детали процесса выделения через посредство боковых каналов еще не выяснены. При красочных инъекциях индигокармин их совсем не окрашивает, а капельки аммиачного кармина были найдены в их стенках лишь в немногих случаях. Поэтому высказывается предположение, что через боковые каналы удаляется лишь

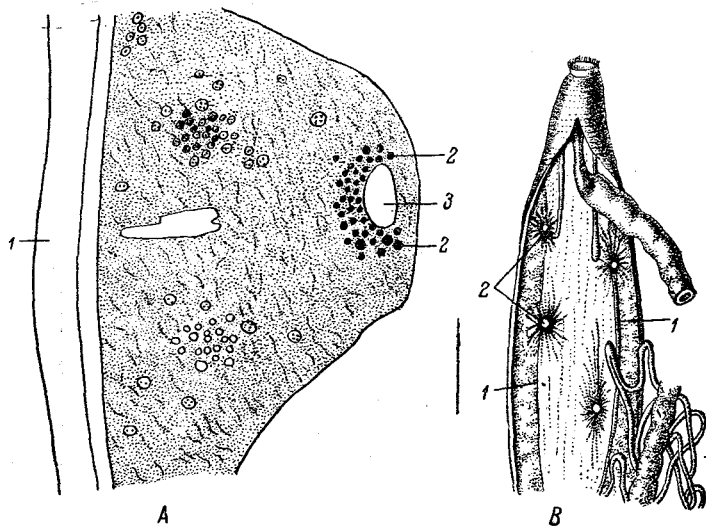


Рис. 348. А — поперечный разрез через боковую линию *Ascaris*. 1 — кутикула; 2 — выпрыснутый в полость тела и выделенный вокруг выделительного канала (3) аммиачный кармин.

В — *Ascaris*, вскрытый передний конец с боковыми выделительными каналами (1) и расположенными на них фагоцитарными клетками (2) (А — по Метальникову, В — по Насонову).

накопляющаяся в теле нематод вадериановая кислота. Азотистые же экскреты выделяются, судя по всему, через кишечник, который при инъекциях интенсивно окрашивается индигокармином.

Nematodes обладают, кроме того, особыми *фагоцитарными клетками*, которые либо рассеяны в большом количестве, либо уменьшаются в числе, локализуются и увеличиваются в размерах. Так, у *Ascaridae* две пары больших кустисто разветвленных фагоцитарных клеток несколько асимметрично лежат на протяжении боковых каналов в первичной полости тела (рис. 348, В). Они усажены амебoidными липкими сосочками, которые вылавливают из полости тела твердые экскреты или введенную при помощи инъекции

тушь, бактерий и т. п. Прилегание клеток к боковым каналам заставляет думать, что они отдают каналам часть накаплиющихся в них экскретов (в жидком виде?). При одном канале (часть *Ascaridata*) имеется, соответственно, всего две фагоцитарные клетки. Повидимому, фагоцитарным клеткам *Ascaridae* отвечают у *Oxyuridae* состоящие из многих пузырьков целомические клетки. Происхождение фагоцитарных клеток связывают предположительно с гиподермой.

Наконец в полости тела свободно живущих нематод нередко встречаются различной формы клетки, легко окрашивающиеся витальными красками (метиленовой синью, нейтраль-рот). Выделительное значение их вполне возможно, но не окончательно доказано.

Выделительная система оболочников (Tunicata). Процесс выделения *Ascidiae* очень оригинален, так как выведения экскретов наружу у них вовсе не происходит, а экскреторные шлаки постепенно накапливаются и откладываются в определенных местах тела.

Сильнее всего развита выделительная система у сем. *Molgulidae* (рис. 350).

У этих асцидий под сердцем, но в тесном соседстве с ним, залегает продолговатый, бобовидный, совершенно замкнутый эпителиальный мешочек, внутри которого залегает большей частью единственная крупная экскреторная конкреция. Лишь у *Rhizomolgula arenaria* имеются два симметричные мешочка на правой и левой сторонах. Мешочек образован сравнительно низкими кубическими клетками. Конкреция имеет концентрически слоистое строение и желто-бурую окраску; она покоится в заполняющей мешочек светлой жидкости. Иногда вместо одной крупной в мешочке находится много мелких конкреций. Размеры экскреторного мешочка и относительно и абсолютно очень велики. У *Ctenicella rugosa*, длиной в 15 см, мешочек достигает 8 см длины при 2 см толщины, а у *Stomatopora villosa*

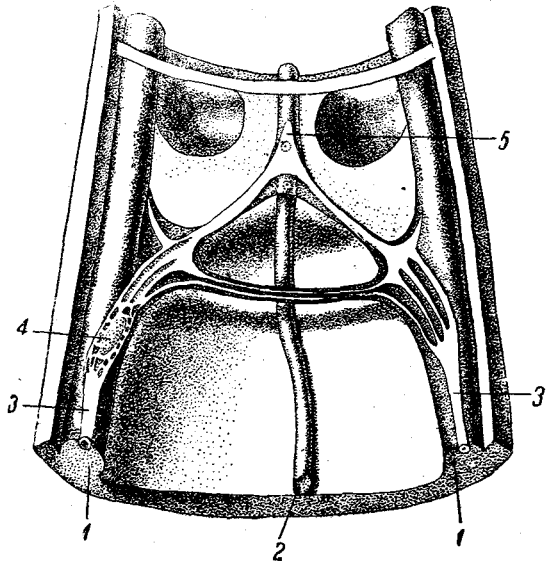


Рис. 349. Передний участок тела *Ascaris megaloccephala* (вскрыт и развернут для показания передней части выделительных каналов).

1 — боковые валики гиподермы; 2 — брюшной нервный ствол; 3 — боковые выделительные каналы; 4 — единственное ядро стенок выделительной системы; 5 — место соединения обоих выделительных каналов и сообщения их с внешней средой (по Гольдшмидту).

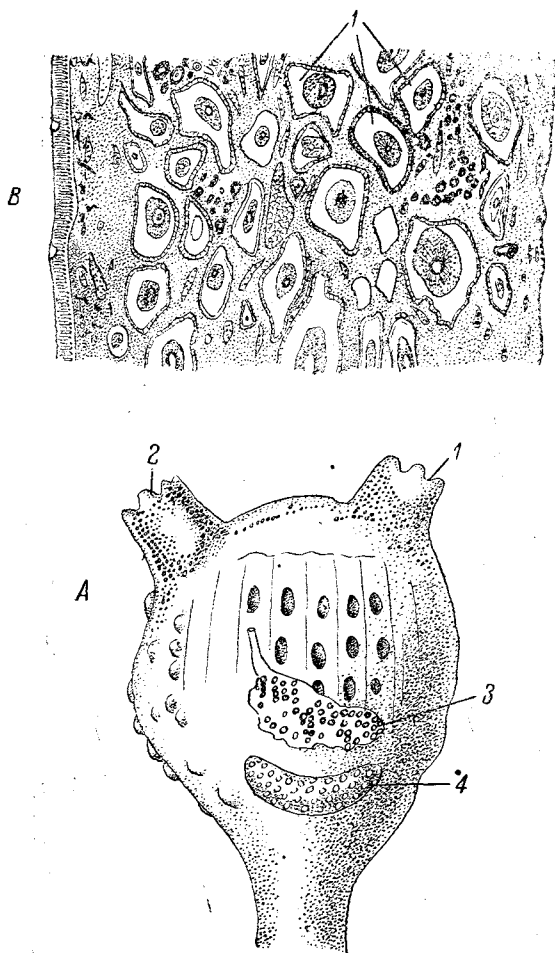


Рис. 350. А — *Pera crystallina* (Molgulidae).

1 — ротовой сифон; 2 — клоакальный сифон; 3 — яч-
ник; 4 — выделительный орган. Внутри тела просве-
чивают жаберные щели.

В — продольный разрез через стенку кишки
Phallusia mamillata для показания рассеян-
ных в соединительной ткани экскреторных
пузырьков (1) (А — по Н. Вагнеру,
В — по Дальгрюну).

длина мешочка достигает даже 12 см, тогда как само животное имеет всего 20 см длины.

В настоящее время можно считать, что конкреции состоят, главным образом, из солей мочевой кислоты и нередко дают хорошую мурексидную реакцию. Ковалевский (1889) блестяще доказал выделительную роль мешочка инъекцией красок индикаторов. При этом индигокармин очень быстро воспринимался стенками мешочка и кристаллики его откладывались вокруг конкреции выделительного органа.

У *Phallusia*, некоторых *Cynthia* и у *Ascidia* вместо одного крупного имеется много (иногда до нескольких сот) отдельных мелких мешочков. Размеры их варьируют от 0,2—2 мм, а строение приблизительно таково же, как у *Molgulidae*. У *Cione* и некоторых других выделительная система представлена лишь многочисленными отдельными разбросанными в соединительной ткани клетками, внутри которых отлагаются мелкие конкреции в виде буроватых зерен. Наконец у многих *Synascidia* выделительные элементы до сих пор вообще не обнаружены.

Как следует расценивать только что описанные образования? Нам думается, что выделительные мешочки асцидий выработались в пределах этого класса как оригинальный новый орган и не имеют себе гомологов в других группах беспозвоночных. При таком толковании отношения у *Cione* следует считать первичными. Далее из

разбросанных одиночных клеток сложились сначала многочисленными и неопределенного числа мелкие мешочки. Аппарат *Molgula* является последним этапом развития данного рода органов. Интересно отметить, что у асцидий типа *Phallusia* число мешочков увеличивается с возрастом.

Общие соображения о выделительной системе

Возникая у низших Triploblastica, специальные органы выделения сначала имеют вид нефридиев. У первичнополостных червей и у личинок вторичнополостных, а также у личинок моллюсков, наблюдаются протонефридии. У высших червей (Annelides, Vermidea) протонефридии изменяются в метанефридии, которые сохраняются и у моллюсков. В несколько измененном виде метанефридии удерживаются и у Crustacea, но далее они меняются сильнее и делаются коксальными железами ракокорационов и паукообразных. По линии Deuterostomia метанефридии сохраняются у Chordata (Enteropneusta, Acrania, Vertebrata), в измененном и извращенном виде — и у Echinodermata. Таким образом возникшие еще у Platodes экскреторные аппараты затем упорно удерживаются значительным большинством групп животных как главные выделительные органы. Сильное тормозящее влияние на их развитие оказывает лишь фактор хитинизации покровов и утраты мерцательных эпителиев в совокупности с переходом к наземной жизни. У всех наземных Arthropoda (кроме Protracheata) метанефридии или совсем исчезают, или сильно редуцируются (коксальные железы паукообразных, головные железы многоножек и Apterygota), заменяясь аппаратами совершенно иного рода — мальпигиевыми сосудами. Особый интерес мальпигиевых сосудов заключается в том, что у двух больших групп наземных членистоногих (Arachnoidea, с одной стороны, многоножек и насекомых — с другой) они являются конвергентными, отнюдь не гомологичными друг другу образованиями.

Особняком от общего русла протекает развитие выделительной системы лишь у трех групп животных. Nematodes, повидимому, утратили в связи с хитинизацией покровов, утратой ресничек и частичным переходом к наземной или паразитической жизни выделительные аппараты протонефридиального типа.

В пользу наличия у их предков протонефридиев говорит присутствие таковых у Kinorhyncha, которые во многих отношениях близки к Nematodes. Вместо протонефридиев роль выделительных аппаратов приняли на себя одноклеточные кожные железы и отдельные клетки, повидимому, гиподермального происхождения. Nematodes инстинктивны тем, что показывают близость, существующую между процессами экскреции и секреции. Секреторные кожные железы становятся экскреторными органами.

У всех Echinodermata сохраняющийся единственный метанефридий (каменистый канал) меняет свою функцию и выделительная система деградирует до типа, имеющегося у Diploblastica, т. е.

Тип выделения

Группа животных	Выделение пигмента	Выделение аммиачного кармина	Фагоцитарная деятельность	Нормальные продукты экскреции
Vertebrata	Мочевые каналы	Мальпигиевы клубочки	—	Мочевина, мочевая кислота
Platodes	—	—	—	—
Nematodes	Стенки кишки	Боковые каналы	Фагоциты	—
Annelides	Хлорогеновые клетки	Извитые участки нефридиев	Амебоциты и цилиофаготарные органы	Гуанин, соли мочевой кислоты
Gephyrei	Стенки нефридиев	Экскреторы перитонеума кишки	Урочки и полостные амебоциты	—
Gastropoda	Правый нефридий <i>Zugobranchia</i> Левый у всех прочих	Левый нефридий, экскреторы соединительной ткани	Перикардальная железа	Мочевая кислота
Lamellibranchia	Нефридии	Кеберовы органы	—	Гиппуровая и мочевая к-ты, мочевина
Cephalopoda	Венозные придатки нефридиев	Жаберные сердца	—	Мочевая к-та, ксантин, гипоксантин
Crustacea	Канал нефридия	Целомические мешочки; экскреторы	—	Пиримидин-карбонная кислота
Protracheata	Кишка	Целомический мешочек нефридиев	—	—
Arachnoidea	Канал коксальных желез	Мешочек коксальных желез; ткань вокруг нервной сист.	Лимфатические железы	Гуанин, мочевая кислота
Insecta	Мальпигиевы сосуды	Перикардальные клетки	Фагоциты и перикардальные клетки	Мочевая кислота, щавелевокислая известь
Echinodermata	Участки кишки	Амебоциты, перитонеум	Амебоциты	—

до экскреции при помощи рассеянных во всем теле отдельных выделительных и фагоцитарных клеток. Наконец, у *Tunicata* мы имеем полное исчезновение нефридиев и такую же деградацию выделительного аппарата. Однако у *Ascidiae* наблюдается новое усложнение системы, путем превращения диффузного клеточного выделения в экскрецию при помощи локализованного выделительного мешочка, представляющего орган *sui generis*.

В заключение, мы считаем полезным привести в виде таблицы сведения о распределении различных сторон выделительной деятельности в теле различных беспозвоночных. При этом мы берем за основу процессы выделения у позвоночных, различая органы, выделяющие индигокармин, аммиачный кармин и фагоцитирующие твердые вещества. Некоторые группы, в пределах которых процессы выделения в физиологическом отношении недостаточно выяснены, мы не включаем в таблицу (см. стр. 582).

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ И РОДОВ *

А

- Abyssascidia wyvilli — 76
 Abranchus brunneus — 294
 — microstomus — 296*
 Acanthodoris pilosa — 392*
 Acanthometron — 41*
 Acanthocystis — 11
 Acanthobdella — 32*, 297, 457, 458*, 459, 460, 461*, 462
 Acanthopleura spinosa — 311*, 387
 — echinata — 483*, 544*, 544
 Acanthophtirius — 430
 Acanthochiton — 554
 Acera — 549
 Acerentomon — 422
 Acila fultoni — 487*
 Acineta — 102, 194
 Acmaea — 391
 Acrotreta nicholsoni — 216*
 Actinellus — 95
 Actinodesma — 212*
 Actinometra — 360
 Actinoceras — 153
 Actaeon — 146, 148, 547
 Aega — 333, 334, 334*
 Aeginopsis — 24, 25*
 Aegina — 252*, 253
 Aëlosoma — 28
 Aeolis — 317, 545, 546*
 Aeschna — 380, 432*, 434, 480*
 Aetheria — 217
 Aequorea — 510
 Aenigma — 545
 Agrion — 479, 479*, 481
 Aiptasia diaphana — 248*
 Alcyonidium gelatinosum — 127
 Alciope — 530*
 Alcippe — 334, 335
 Alcyonium — 45, 82, 116, 116*, 117, 248*, 502
 Alepas — 165, 168, 209, 469
 Allocreadium isoporum — 522*
 Amaroucium — 74
 Amblyosillis — 285*
 Amblyplana tetracladus — 263*, 265
 Ammodiscus — 89, 90*, 195
 Ammonites parkinsoni — 156*
 Ammothea — 348*
 Ampharete — 287
 — grubei — 450, 532
 Amphicteis gunneri — 287, 288.
 Amphiporus — 278
 — occidentalis — 275, 275*
 Amphitrite — 384
 Amphibola — 393
 Amphilina — 514*, 515, 516, 521, 524
 Amphipeplea — 148
 Amphibdella torpedinis — 270*
 Amphilonche — 96
 — mira — 93*
 Ampullaria — 394*
 Anatina — 141
 Ancylus — 145, 394.
 Andrena — 358
 Angioblastus variabilis — 171*
 Anelasma — 165
 Anilocra — 469*
 Ankistrodesmus — 303
 Ankylostoma — 279, 280*, 282, 283, 577
 Anomia — 68, 139, 217, 397, 486, 487, 545, 550
 Anodonta — 85, 137, 139, 150, 209, 398, 488
 Anopheles — 353*
 Antennularia — 128
 Antennaria — 115*
 Anthophora — 482
 Antedon — 177
 Aonis pholiacea — 383
 Aphrodite — 287, 288, 288*, 291, 298, 377
 Aphanostoma — 35, 35*
 Aphanus — 353*
 Aphis fabae — 355*
 Apis — 479, 481
 Aplysia — 148, 314, 321, 391
 Aplysilla — 112
 Apolemia uvaria — 241, 242*, 245
 Aporocotyle — 270, 271*

* Звездочкой отмечены названия видов и родов, помещенных на рисунках.

Aporrhais pes pelecani — 204
 Apsilus vorax — 514
 Apteroma helix — 196, 196*
 Apus — 168, 209, 469*
 Arabella quadristriata — 286*
 Araneus diadematus — 415*, 570*
 Arca — 17, 140*, 141, 218, 487, 488, 549*, 551
 Arcella — 86, 87, 87*, 194, 199, 204, 231
 Archaeolepas — 163
 Arenicola — 290, 382, 451, 540, 542
 Argonauta — 158, 195
 Argyroneta — 412*, 415, 418
 Argulus — 559
 Arion — 148
 Artemia — 563
 Ascaris — 81, 279, 577*, 578*, 579*
 Ascaris equorum — 52*, 53*
 — rotundata — 577
 Asciidiella aspersa — 442*
 Ascomorpha — 302
 Ascidia — 442*, 580
 — mentula — 504
 — virginea — 76
 — mamillata — 506
 Ascopera — 443
 Asellus — 469*
 Aspidosiphon — 539
 Aspergillum — 68, 215, 216*, 408
 Asplanchnopus — 514
 Aspidogaster conchicola — 269, 522*
 Asplanchna — 302, 303, 514, 526, 572*
 Astarte — 211
 Asterina — 180*, 189, 436*, 491
 Asterope — 405
 Asterias rubens — 362, 511*
 — glacialis — 190*
 Astroides calycularis — 121
 Asthenosoma — 72*, 189
 Atlanta — 148, 153
 Atrypa hystrix — 212*, 213
 Attus — 415
 Aulacantha — 94*
 — scolymantha — 94*, 225
 Aulosцена pelagica — 226
 — verticillus — 226
 Auricula judae — 146*
 Auricularia — 232
 Aurelia — 381
 Autolytus — 285*, 450
 Avicula — 85, 141, 211, 212*, 213, 398, 487
 Axine — 268

B

Bacillus — 481
 Bactrites — 154
 Baicalarctia gulo — 519

Balanoglossus — 192, 502*
 — australiensis — 501, 554
 — clavigerus — 439
 — jamaicensis — 439
 — misakiensis — 439
 — carnosus — 555
 Balanus — 165, 211
 Bathyrinus — 175*
 Bathyones — 469*
 Bdelloura — 265
 Belosepia — 155*, 157
 Belemnites — 155*, 156, 157
 Belinurus — 220
 Beloptera — 206
 Beroë — 256, 257*
 Bicosoeca — 195
 Biloculina — 196
 Birgea — 303
 Birgus latro — 337, 380, 407*, 410*, 411
 Bithynia — 321
 Blatta — 480*, 481, 482
 Bolinopsis — 49
 Bolinopsis vitrea — 259
 Bolivina hirsuta — 91*, 92
 Boltenia — 221, 222*, 227
 — elegans — 218*, 440
 Bombyx mori — 358
 Bonellia — 299, 464, 538, 538*, 539
 Boreochiton — 554
 Bornella — 545, 546*
 Bougainvillia ramosa — 243*
 Bosmina — 222
 Bothriocidaritis — 184
 Botryocrinus — 175
 Bothrioplana semperi — 263*
 Branchellion — 293, 295*, 296, 385*, 386
 Branchiomma — 17, 125*, 384*
 Branchipus — 58, 405, 467, 469*
 Brachionus — 303
 Briareum arboreum — 116*
 Brissus — 365*, 437
 Brissopsis — 437
 Buccinum — 322, 323, 327, 548
 Buddenbrockia — 284
 Buliminus — 319
 Bullia — 149

C

Caecum — 145, 147
 Calamocrinus — 175*
 Calceostoma elegans — 270
 Calinella — 269, 272
 Calliaxis — 407*
 Callidina — 62
 Calappa — 409
 Caloscolex — 41*, 42
 Calycella — 114, 115*, 197
 Callocystites — 173
 Campanella umbellaria — 40*

- Campodea — 423, 423*, 572
 Cancer — 334, 470
 Capitella — 385
 Caprinula — 217
 Carcinonemertes — 278
 Carcinus — 330*, 334, 470, 558
 Cardium — 141, 210*, 211, 322, 550
 Carinaria — 148, 151
 Carinoma armandi — 275, 276, 448*
 Carolia — 139, 211*, 217
 Caryophyllia — 121
 Cassis — 198*
 Castalia — 401
 Catophragmus — 164*
 Caudina — 437, 494*
 Cellaria — 126, 200
 Cemoria noachina — 546, 547*
 Centronella — 132, 132*
 Cephalothrix — 448
 Cephalodiscus — 370, 440
 Ceratium — 100
 — hirundinella — 99*, 100
 — reticulatum — 95*
 — tripos — 99*
 Cercaria zernowi — 274
 Cerebratulus — 27*, 51*, 278, 448*
 Cerianthus — 231
 Cerithidea obtusa — 147, 393
 Cerithiopsis — 151
 Cestus — 256, 257*, 259
 Cetonia — 160
 Chaetoderma — 317, 387*, 389, 543
 Chaetoceros — 194*
 Chaetopterus — 454
 Chaetogaster — 291
 Chamaesipho — 164*, 165
 Chama — 138, 142, 211, 217
 Chabertia ovina — 280*
 Chalina — 110, 110*, 113
 Chara — 92
 Chelifer — 414, 415
 Chernes — 414
 Chiton — 64*, 133*, 135, 386*, 484*,
 543*, 544*, 544
 Chitonellus — 133*, 134
 Chilina — 393, 394, 395
 Chiridota — 512, 513*
 Chloë fulva — 382, 383
 Chondrostachys — 221
 Chromospirura — 282
 Chrysopetalum — 285, 287
 Chrysopyxis — 97
 Chthamalus — 164*
 Chydorus — 334, 376
 Cimber — 358
 Clione intestinalis — 74, 442, 503, 504*,
 504, 580
 Circoporus sexfurcus — 94*, 226
 — sexfuscus — 226
 Cirroteuthis — 317
 Clava multicornis — 243*
 Clavelina — 74, 442, 442*
 — lepadiformis — 374*
 Clathrina blanca — 25*
 Clavagella — 215
 Clepsine — 459
 Cleodora — 206, 206*
 Clione — 392
 Cloeon — 479, 479*
 Clypeaster — 436*
 Clypeus — 185*, 187
 Cochliceras — 155
 Cochliopodium — 86, 193, 194, 204
 Coeloplana — 51, 266
 — mitzukurii — 46*, 49
 Coelotia arabica — 123*
 Colabopsis — 220
 Colella — 74, 221, 442
 Coleps — 103, 104
 Collosclerophora — 106
 Collastoma eremitae — 35*
 Collyrites — 187
 Conularia — 202, 206, 206*
 Conus — 144, 147, 149, 198*, 199, 232,
 316*, 317
 Conchoderma — 405, 165, 165*
 Copilia — 334
 Corallobothrium solidum — 524*
 Corella japonica — 441*
 Corallium rubrum — 85, 116, 118, 118*
 Corethra — 433
 Cornuspira — 89, 195
 Cortiniscus typicus — 93*
 Cossus cossus — 60, 358
 Cothurnia — 98*, 102, 103, 195
 Craspedosoma — 421, 569
 Crangonobdella — 292, 297, 460
 Crania — 130, 211*, 217, 218, 465, 466
 Creseis — 206
 Crepidostomum — 268
 Crepidula — 145
 Crioceras — 205
 Cryptohelia — 198, 198*
 Cryptophialus — 330
 Cryptops — 349
 Cryptochiton stelleri — 134, 134*, 544
 Cryptoplax larvaeformis — 544
 Cryptocrinus — 173
 Ctenicella — 579
 Ctenoplana — 51
 Ctenodrilus — 28
 Ctenolepisma — 569
 Ctenocephalus — 344*
 Cucullanus — 577
 Cucummaria — 511*
 Culcita — 361*, 362
 Culeolus — 221
 Cuspidaria convexa — 400*
 Cyathophyllum — 194
 Cyathopoma — 145

Cybister — 430
 Cyllindrella — 145, 146*, 147
 Cyclocoelium orientale — 273*
 Cyclomenia — 323
 Cyclophorus — 320, 321, 322
 Cycloporus — 265
 Cycloposthium — 103*, 103, 284
 Cyclostoma decussatum — 144*
 Cyclosurus — 145, 145*
 Cylicolaimus — 282
 Cynthia — 74, 75, 503, 506, 580
 Cypraea — 144, 147, 148, 196, 204
 Cyprina — 141
 Cypris strigata — 557
 Cypris — 558*
 Cyphon — 425*
 Cyrtoceras — 153, 195
 Cystodites — 222*, 227
 Cytherea — 141, 214
 — chione — 142*, 214*
 Cytocladus — 97
 Cytheridea bukkensis — 166*
 Cythereis quadrilatera — 166*
 — merita — 166*

D

Dactylogyrus — 271
 Dactylanthus — 250
 Dalmanites — 220
 Dalyellia viridis — 264*
 Daphnia — 330, 559*
 Darwinella — 229, 229*
 Dasybranchus — 531
 Daubebardia rufa — 547
 Decolopoda — 348
 Deilephila euphorbiae — 429*
 Deiopeia kaloktenota — 258*
 Dendrogaster — 434, 335
 Dendrilla — 112, 113*
 Dendrodoa — 74
 Dendrocoelum lacteum — 262, 263*
 Dendrogaster — 334, 335
 Dentalium — 195
 Dendrocoelum lacteum — 520*, 520
 Dero — 385, 385*
 Deutschlandia anthos — 98
 Diadema 187
 Dicranophorus thysanus — 301*
 Diceras — 138*, 142, 217
 Dictyna — 413
 Dicrocoelium lanceatum 35, 35*, 515
 Dictyaulus elegans — 105*
 Didemnum — 441
 Diffugia — 86, 87*, 195, 205
 — corona — 197
 Digonopyla harmeri — 262
 Dimya — 397
 Dinobryon — 97, 194, 303
 Dinophilus — 30, 516, 516*
 Dinonemertes — 448

Diopatra — 54*, 285, 290, 382, 383*
 Diplodinium — 104
 Diproctodaeum — 272
 Diplosomoides pseudoleptoclinum — 222*
 Diploporus hemistoma — 273*
 Diphyllbothrium — 27*
 Distaplia — 442
 Distoma deeratum — 440
 Distomum cesticillus — 272
 — xanthosomum — 272
 Discina — 130
 Distephanus speculum — 98
 Discoidea conica — 185*
 — megastomum — 272
 Dolabella — 148
 Dolichoenterum longissimum — 269
 Doliolum — 33, 76, 443*
 Dolium — 151, 312, 327, 377
 Dolichoglossus — 439*
 — kowalewskii — 369, 369*
 — otagoensis — 439
 — pusillus — 369*
 Donax — 143
 Donacia — 431, 433
 Dorylaimus obtusicaudatus — 280*, 281*
 Dreissensia — 399*, 401, 518.
 Drepanophorus spectabilis — 525*
 Dromia — 407
 Drymonema — 256
 Dysdera — 567
 Dytiscus marginalis — 354, 356, 424, 425*, 427, 430, 479

E

Echinosphaera pirum — 172*
 Echinocyamus — 25*
 Echinoclinum werrilli — 222*
 Echiurus — 298, 298*, 538, 538*
 Echinophthirius — 431
 Echinus esculentus — 185
 — mamillatus — 188
 — atratus — 189
 — sphaera — 496
 Edrioaster bigsbi — 172*
 Edwardsia — 248*, 249
 Eledone — 69
 Elysia — 549
 Emarginula — 147, 147*, 390
 Endocoelactis 250
 Endoceras — 153
 Enoplus — 279, 280*
 Enteroxenos östergreni — 326
 Enteroplea — 303
 Entoconcha — 326
 Entocolax — 326
 Eophila antipae — 534
 Eosentomon — 423*
 Epeira — 413, 415*, 570*

Epidinium — 103, 104
 Epibdella hippoglossi — 270
 Epiphanes senta — 63, 63*, 300, 300*,
 301, 302, 303
 Eristalis — 424, 431, 432*
 Estheria — 166*, 167, 211, 211*
 Euchlanis deflexa — 301*, 302
 Eucyphidea — 334
 Eucalanus — 467*
 Eucharis — 31*
 Euchlora — 31*
 Eucalodium — 147
 Eudrilus — 534
 Eudorina — 100
 Eulalia — 285, 516, 517*, 530
 Euglena — 101
 Euglypha — 84, 88, 88*, 195, 200
 Eugyra kerguelensis — 441*
 Eumenia — 451
 Eunice — 54*, 285, 285*
 — kinbergi — 383
 Euplotes — 104
 Euplectella — 109*, 111
 Eupagurus — 558, 561*, 561
 Euricaris — 220
 Euspongia — 110, 110*, 112, 113, 113*
 Eusmilina — 123
 Eusyllis monilicornis — 285*

F

Fasciola hepatica — 268, 270, 272, 298,
 518, 521
 Favia — 123
 Favosites — 202*
 Fecampia — 266
 Fiacra — 279
 Firolloida — 392
 Firola — 552
 Fissurella — 68, 147, 147*, 148, 203,
 204, 230*, 233, 321, 323, 325, 390*,
 546
 Flabelligera — 287, 290
 Flustra foliacea — 126
 Folliculina — 102, 195
 Forcipomyia bipunctata — 353*, 355*
 Forskalina — 46*
 Fritillaria — 77*, 503
 Fulgur — 145
 Fungia — 194
 Fungulus — 221

G

Gadinia — 393, 394, 395
 Galerus chinensis — 145*
 Galeodes araneoides — 416*
 — graecus — 345
 — caspius — 345, 416*
 Galathea — 558, 560
 Galleria mellonella — 573, 574
 Gastroblasta — 252*, 253

Gasterostomum — 267, 268, 269*
 Gastrophylax — 268
 Gastropteron — 325
 Gebia — 560
 Gemmaria — 241
 Geonemertes — 514*, 515, 525
 Geocentrophora — 266, 519*
 Giardia — 101
 Glandiceps — 370, 439, 439*
 Globigerina — 91, 91*, 205
 Glomeris — 349, 568*, 569
 Globotruncana arca — 90*
 Glossina — 359
 Glossobalanus — 369*, 439*
 Glossosiphonia complanata — 295*,
 449, 459
 — heteroclitia — 460
 Glycera — 516, 532, 537
 Goezia — 279, 282
 Gorgonia cavolinii — 82
 — fuscopurpurea — 116*
 Gorgonocephalus — 511
 Grammysia — 214
 Grantia compressa — 509
 Gryllotalpa — 159
 Gryllus — 58
 Gyraux — 518
 Gyrocotyle — 521, 522, 526
 Gyrocères — 153, 195
 Gyrius — 433*
 Gyrodactylus elegans — 270

H

Haementeria — 293, 294*, 297
 Haematopinus — 479*
 Haemopsis — 296, 297
 Halicryptus — 386, 527*
 Haliotis — 66, 147, 147*, 149, 203,
 233, 390*, 554
 Halopsyche — 392
 Halcurias carlgreni — 248*
 Halecium — 114
 Halisarca — 113
 Halichondria — 240
 Halcampa — 249
 Hamanniella microcephala — 526*
 Hanleya — 544, 544*
 Haplocladus — 272
 Haplophragmium — 85
 Harrimania kupfferi — 554
 — maculosa — 554
 Harpagodes — 204*
 Harpa — 317
 Hastigerina — 205
 Helioniscus — 319, 321
 Helix — 148, 150, 320, 486, 552
 — pomatia — 65*, 314
 — pisana — 319
 — nemoralis — 314
 — aspersa — 314

Heli giesbrechti — 317
 — arbustorum — 150
 Helicopsyche — 196, 196*
 Helodrilus — 289, 289*
 Helobdella stagnalis — 536*
 Hemiclepsis marginata — 458, 459
 Heptagenia longicauda — 432*, 433
 Herpetocrinus — 175, 176*
 Herpobdella — 295*, 296
 Hesione — 384, 531, 531*
 Heteronereis — 382, 383*
 Heterodera — 577
 Heterocentrotus — 24, 25*, 190
 Hexameris albicans — 282*
 Hippurites — 217, 232
 Hippospongia — 240
 Hircinia — 111, 112, 228
 Hirudo medicinalis — 292, 295*, 297, 462*, 536, 537*
 Holmia — 220
 Holoctypus — 187
 Holothuria — 169*, 492, 493*, 494*
 — impatiens — 170
 Homarus — 161, 334, 558
 Hubrechtia — 448
 Hyas — 408
 Hydrobia — 321
 — ulvae — 326
 Hydrophilus — 354, 430, 431*
 Hydra — 53*, 241, 242, 242*, 243*, 244
 Hyperammina — 89
 — arborescens — 89
 Hypochilus — 17
 Hypobythius — 221, 441*, 443

I

Iaera marina — 409, 468
 Iasis zonaria — 75*
 Ibla — 163, 165
 Ichtyotomus sanguinarius — 286, 287*, 289
 Idmonea — 127*, 195
 Idothia — 336, 469*
 Iohanssonia — 297, 463
 Irma — 531, 531*
 Isis — 116, 120
 — hippuris — 116*
 Isidora — 395
 Isocrinus — 175
 Isorophus cinnamomensis — 172*
 Iulus — 421, 421*
 Ixodes ricinus — 344*

J

Jaculella — 89
 Janella — 394*
 Janthina — 151, 316, 317

Japyx — 423
 Jolia — 433
 Johannettia — 215
 Joenia — 101*, 102

K

Kellya — 401
 Kirchneriella — 303
 Koenenia — 566
 Kowalevskya — 371, 373*, 444, 502

L

Lagenia distoma — 203, 233
 — stricta — 90*
 Lagis koreni — 291
 Lanice conchilega — 384*, 532, 533*
 Lanistes — 145
 Laomedea flexuosa — 243*
 Lasaea — 398
 Leaia — 166*, 211
 Lecanium — 356*
 Leda — 401
 Lepas — 85, 163, 405
 Lepidocoleus — 163
 Lepidopleurus — 544*
 Lepidosaphes — 356*, 357
 Lepisma — 423
 Lepralia foliacea — 127
 Leptoteredra maculata — 261*
 Leptoclinum — 222*, 442, 506
 Leptodora — 406, 467, 467*, 468
 Lequereusia — 88
 Lernanthropus — 468
 Leucaltis — 107, 107*
 Leucandra — 107
 Leucosolenia — 24, 108, 109*, 235
 Libellula — 434
 — abyssicola — 393
 Ligula — 35*
 Lima — 399, 551
 Limacina — 145
 Limnadia lenticularis — 559*
 Limapontia — 392
 Limnaea auriculariara — 144, 396
 — peregra — 150
 — stagnalis — 150, 314, 317
 Limnetis — 167
 Limax — 148, 317, 486, 518, 518*
 Lineus — 276
 Lingula — 7, 80, 129, 130, 209, 219, 309
 Littorina littorea — 150, 312*, 314, 315, 393
 — obtusata — 393
 — rudis — 393
 Lithobius — 422, 477, 478
 Lithodomus — 215
 Lithoptera — 93*, 96, 225

Lituites — 154
 Lissoclinum fragile — 222
 Locusta — 33*, 430
 Loligo — 206, 278, 322 *
 Lologopsis — 155*
 Lophomonas — 101
 Lophopus — 55, 306*, 307
 Lophohelia — 122
 Lophyrus — 358
 Loricula — 163
 Lucanus — 160, 160*, 430
 Lucernaria walteri — 256
 Lucina pennsilvanica — 142*
 Lucifer — 330, 334, 336
 Lumbricus — 81, 289*, 455, 456*, 457, 540, 542
 Lycosa carolinensis — 476*
 Lyonsiella — 400
 Lysioptetalum — 421

M

Macellicephala violacea — 532
 Machilis — 423, 423*, 568*, 569
 Macracanthorhynchus — 515
 — hirundinaceus — 37*, 524
 Macrorhynchus — 262
 Mactra — 140, 141, 552
 Madrepora — 123
 Maelithea ochracea — 117
 Magilus — 145, 147
 Maja — 558, 561, 562
 Malacobdella — 278, 448
 Malleus — 487
 Margaritana — 85, 136*, 137, 138
 Margarites — 316*
 Mastobranchus — 449
 — 531
 Mathilda — 146, 151
 Megascolides — 535
 Megascolex dubius — 535
 Megadenus arrhynchus — 326
 Megalocercus — 76, 375, 444
 Meekella — 211
 Melampus — 146
 Meleagrina — 136, 487
 Melibe — 318*, 319, 321, 325
 Melina perna — 394, 395*, 395
 — serratula — 398
 Melicerta — 30, 63, 200
 Melolontha — 427, 428*, 481, 573*
 Melonites — 184*
 Membranipora — 126, 127* 128, 197
 Merista herculea — 132
 Mesostoma — 262, 264*, 266
 Miastor — 359
 Microphallus — 270
 Micrura — 52
 Microcotyle — 271*, 272
 Microstomum — 267

Micropharynx parasitica — 265
 Michaelsarsia — 98, 98*
 Miliola — 198*
 Miratesta — 394, 395*, 395
 Mitella — 163, 164*
 Mnemiopsis — 49
 Modiola — 142, 215*, 218
 Molanna — 199, 204
 Molgula filholi — 442
 — occulta — 443
 — pyriformis — 441*
 Monhystera — 283
 Mononchus papillatus — 283
 Mopsea — 120
 Mucronella — 126, 200
 Multicaecum — 282
 Mülleria — 68
 Murex — 146*, 149, 204, 204*, 314, 323, 326, 327, 391
 Mussa — 122
 Musca — 428*
 Mya — 141, 142*, 215, 401
 Myiatropa florea — 573*
 Myrianida — 285*, 450
 Myriotrochus — 169*, 512
 Myrmeleon — 573*, 574
 Myrmica rubra — 353*
 Myrtillocrinus — 175, 175*
 Mytilus — 85, 140, 142, 150, 209, 215*, 218, 219, 256, 323, 488
 Myxicola — 231
 Myxomonas polymorpha — 101*, 101
 Myzomenia — 135

N

Nais heterochaeta — 534
 Nassa — 312, 320*, 327
 Nassulla — 103
 Natica — 144, 145*, 150, 313*, 320, 327
 Naucoris — 431
 Nautilus — 151, 152, 152*, 153, 154, 158, 195, 314, 320, 323, 325, 402, 402*, 404, 482, 489, 543, 551, 552, 553
 Nebalia — 562*, 563
 Nebela — 88, 88*
 Neis — 260
 Nematocystis — 39*
 Nematomenia — 320
 Nembrotha nigerrima — 392*
 Nemobius silvestris — 354
 Nemura lateralis — 434
 Neoechinorhynchus rutili — 37*, 38
 Neomenia — 323
 Nepa cinerea — 344*, 353*, 354, 356, 431, 479
 Nephtys — 516, 517*, 532, 537
 Neptunea — 145
 Nereis — 285, 287*

Nereis cultrifera — 290
 Nerine — 290
 Nerita — 147, 197
 Neritopsis — 201*
 Niphargus — 558*
 Noctiluca — 41*, 43
 Nodosaria — 197, 198*
 Nodomorphina compressiuscula — 90*
 Nodosinella — 91
 Nops coccineus — 415*
 Notholca longispina — 302
 Notonecta — 481
 Notostomum — 291
 Nucula — 141, 397*, 401, 486, 487*, 551
 Nuttalochiton — 320
 — hyadesi — 311
 Nymphon — 348*

O

Obelia — 114, 115*
 Ochnesoma — 539
 Octopus — 550, 553
 Ocypoda — 411
 Odostomia diptycha — 146*
 Oecophylla — 358
 Oedemera dispar — 573*
 Oesophagostomum — 577
 Oghmorhinus — 430
 Oikopleura — 33, 76, 77*, 374*, 444, 503
 — dioica — 503
 Oligacanthorhynchus taenioides — 526*
 Oligocladus — 265
 Oligoneuria — 433
 Olisthanella — 262, 518
 Olivella — 147
 Olynthus — 110
 Ommastrephes — 155*, 158
 Omphyma — 202*
 Onchidium — 393, 394, 395
 Onchocotyle — 271
 Oncidium — 484
 Oniscus — 409
 Onuphis conchilega — 199, 231, 233
 Ooperipatus oviparus — 350*
 Opecoelus — 52*, 272, 273*
 Ophelia — 451, 542
 Ophioceras — 154
 Ophioceras — 154
 Ophioglypha albida — 436*
 Ophiobelus — 182, 182*
 Ophiomyxa — 183
 Ophiotaenia flava — 522
 Ophryoscolex — 83
 Ophryotrocha — 30
 Opisthotrichum — 103
 Orbicella — 123
 Orbiculina — 218

Ornithocercus — 99*
 Orthis — 211
 Orthoceras — 195
 — annulatum — 152*
 Oryctes — 160*, 161, 353*
 Oscanius tuberculatus — 391*
 Oscarella — 238
 Ostracoteuthis — 155*
 Ostrea — 140, 143, 209, 210, 217, 487, 488, 545, 549*
 Oxycorynia fascicularis — 218*, 221
 Oxyuris — 282, 283
 Ozobranchus — 292, 294, 296, 385, 385*, 386, 459, 461

P

Pachychalina — 110, 110*, 113
 Pachydrilis sphagnetorum — 533
 Pachylasma — 164*, 165
 Pagurus — 561
 Palaecocyclus — 194
 Palaemon — 407, 408
 Palinurus — 221, 222, 558
 Palmenia — 261
 Paludina — 485*
 Pandorina — 100
 Pannychia — 169*
 Paramaecium — 104, 304
 Paramolgula guttula — 443
 Paramuricea — 117
 Parascaris equorum — 280*
 Paratelphusa — 337
 Patella — 148, 149, 194, 204, 230*, 315*, 316*, 317, 321, 322, 327, 547*
 Paterina — 132
 Pauropus huxleyi — 572*
 Pecten — 11, 17, 67*, 68, 85, 139, 140, 141, 143, 211, 213, 256, 321, 322, 398, 488, 550
 Pectinaria — 287, 288
 Pectinura — 180*
 Pectunculus — 141, 490
 Pedalion — 303
 Pegantha clara — 252*
 Pelagia — 46*
 Pellina — 240
 Pelobius — 434
 Penella — 405
 Peneroplis — 90*, 197, 198
 Peniagone wyvillii — 366*, 367
 Pennatula — 85, 117
 Pentacrinus — 177, 499*
 Pentactinia californica — 249
 Pentanymphon — 348
 Pera crystallina — 580
 Peridinium — 99*
 Perigonimus — 114
 Perilampus — 424
 Perimenia — 323

- Perinereis cultrifera — 529*, 530
 Peripatus — 7
 — edwardsii — 419
 — trinitatis — 420
 Peripatopsis capensis — 419, 565, 566
 Perna — 140
 Petrarca — 335
 Phaenocora — 267, 518, 519*, 520*
 Phagocata gracilis — 261*, 262
 Phallusia mamillata — 74, 442, 580*
 Phascolion — 527*, 539
 Phascolosoma vulgare — 539, 540
 Pheretima — 535
 Philine — 148
 Philometra — 283
 Pholadidea — 215
 Pholas — 214, 215*, 215, 401, 545
 Pholcus phalangoides — 475
 Phora — 574
 Phoronis — 528
 Phosphuga atrata — 353*
 Phoxichilus — 348*
 Phragmoceras — 153
 Phryganea — 433*
 Phylliroë — 148, 380, 392
 Phyllodoce — 285, 517*
 Phyllophorus mollis — 494*
 Phyllorhiza punctata — 254*
 Phyllosoma — 221
 Phymosoma — 539
 Physa — 145
 Physophora hydrostatica — 245*
 Pinna — 85, 136, 136*, 137, 139, 219, 487
 Pisa — 558
 Piscicola — 297, 386, 459
 Pisidium — 200
 Placiphorella — 544, 544*
 Placocystites — 170
 Placuna — 139
 Plagiostomum lemani — 518, 519*, 521
 Plakina — 238
 Planaria gonocephala — 267
 Planaria montenegrina — 262
 Planaria polychroa — 520
 Planocera — 263*, 264
 Planorbis — 144, 146, 154
 — corneus — 395, 396, 490
 Platybdella anarrichae — 296*
 Platydorina — 98
 Pleurobrachia rhododactyla — 258*
 Pleurobranchus — 314
 Pleurotomaria — 147*, 390
 Plexaura — 119
 Plumatella — 199, 284
 Plumularia — 128, 246
 Pneumoderma — 392
 Podactinelius — 84, 95
 Poedophoropus — 326
 Pollicipes — 163, 164*, 165
 Polyarthra — 303
 Polycarpa glomerata — 441*
 Polycitor angolanus — 442*
 Polyclinum hesperium — 442
 — meridianum — 442
 Polycystis — 39*
 Polygordius — 30, 516, 518, 528, 529
 Polygyratia — 144
 Polykrikos — 11, 12
 Polynoë — 285
 Polyophthalmus pictus — 453
 Polypodium hydriforme — 237*, 245
 Polystomella — 231
 Polystomum — 272
 Polyxenus — 420, 568, 569, 572*
 Polyzonium — 569
 Pontobdella — 294, 296*, 459, 460, 537*
 Porcellana — 560
 Porcellanaster — 362
 Porcellio — 409, 410*
 — scaber — 335*
 Porites — 123
 Poromya — 400
 Porpita — 115
 Porrocoecum — 577*
 Portunio — 334*
 Portunus — 272
 Potamobius — 33, 58, 58*, 161, 162, 331, 331*, 332*, 334, 406*, 407*, 471*, 558, 560, 562
 Praecardium — 141
 Prebelula — 405
 Priapulius — 385*, 386
 Prionastraea vasta — 123*
 Proales — 303
 Procarinina — 274
 Procerodes lobata — 520
 Productus boliviensis — 212*
 — dolossianus — 213
 Productus genuinus — 213
 — sinuatus — 216*
 Proneomenia — 317, 320, 323
 — aglaopeniae — 133*
 Proporus — 266
 Prorhynchus stagnalis — 519*, 519
 Prorodon teres — 104
 Prosotocus — 270
 Prostheceraeus vittatus — 263*
 Prostoma obscurum — 523
 — graecense — 277*
 Protancylus — 395
 Proteocephalus ambloplitis — 522
 Proteocephalus torulosus — 523
 Protobalanus köhleri — 439*, 501
 Protocleipsis — 459
 Protodrilus — 28, 29, 29*, 30, 449, 529
 — flavocapitatus — 529*, 533
 Protomonotresis — 520*
 Protomyzostomum — 36, 36*

Protophragmoceras murchisoni — 153*
Protoplanella simplex — 520*
Protospirura — 279
Pseudoxus — 334, 335*
Psolus — 367
Psylla mali — 573*
Pteraster — 189
Pteroeides griseum — 119
Pteronarcys regalis — 433*, 434
Pterotrachea — 30, 148, 311, 484, 486, 552, 553
Ptychocyclus — 194*, 194
Ptychoptera — 431, 432*, 479*
Ptychodera — 192*, 370, 554, 555*
Punctodora ratzeburgensis — 281*
Puncturella — 147, 203, 325, 390, 546, 547*
Purpura lapillus — 323
Pycnogonum — 348
Pygaster — 185*, 187
Pygope diphya — 216*, 218
Pyrosoma — 371, 374
Pyrula — 148
Pyxidicula — 199

R

Radiolites — 138*, 217
Ranatra — 480*, 481
Reniera — 110, 110*, 111, 113, 113*, 228, 509
Requienia — 138, 138*, 217
Retepora — 231
Rhabdammina — 89, 90*, 195, 203, 233
Rhabditis — 578
Rhabdopleura — 370, 440
Rhaphidascaris — 282
Rheophax — 91
Richthoffenia — 130, 130*, 211, 217, 219
Rittersiella — 75*
Rissoa — 256
Rhizocrinus — 73
Rhizomolgula arenaria — 579
Rhizostoma — 254*
Rhodope — 482
Rhopalonema — 25
Rhopolodina — 366*, 367
Rumina decollata — 147
Rhynchodemus — 267
Rhynchonella — 132*, 540, 309*
— *quadriplicata* — 130*, 210
Rhynchomesostoma rostratum — 519*

S

Sabella infundibulum — 125
Saccammina — 89

Sacculina — 235, 330
Sagenoscena elegans — 226
— *irmingerina* — 94*, 226
Salenia hastigera — 188
Salpa maxima — 505*
— *fusiformis* — 75*
Salpingoeca vaginicola — 98*
Sanguinicola — 269*, 272
Sapphirina — 160
Saxidomus giganteus — 321
Scalaria — 145
Scalibregma — 529, 529*
Scalpellum — 163, 164*, 165
Scaphander — 148, 321
Schizaster — 437
Schizocardium — 368, 369*, 370, 438, 439, 439*
Schizoporella — 127*, 128, 195
Scissurella — 203
Sclerocrangon — 297
Sclerostomum — 282
Scolopendra — 477, 569
Scorpio maurus — 338
Scrobicularia — 150, 399
Scrupocellaria scruposa — 127*
Scurria — 392
Scutigera — 421*, 422, 477, 479*
Scyllarus — 558
Seison — 301*, 302, 303
Selenidium — 39*
Sepia — 155*, 157, 157*, 158, 205, 315*, 322, 403, 403*, 404*, 489*, 550*, 551, 551*
Serpula spirulaea — 196*
— *vermicularis* — 384*
Sialis — 61*
Sigalion — 285
Silenia — 400, 400*
Siliquaria — 145, 145*
Siphonaria — 393
Sipunculus — 29, 33, 81, 304, 305, 305*, 527*
— *edulis* — 540
— *grassieri* — 540
Sminthurus — 423*
Solanderia — 117
Solarium — 146, 151
Solen — 214, 214*, 234, 401, 490
Solenocurtus — 143, 214
Solenomya — 549, 549*, 550
Solenophrya — 102, 194
Spatangus — 185*, 187, 365*
Sphaeronis pomum — 172*
Sphaeroturia bitentaculata — 366*
Spengelia — 439
Spinigera semicarinata — 204
Spirillina — 195
Spirifer — 130*, 131
Spirodomus — 214*, 215
Spirographis — 125, 384, 384*

- Spiroloculina depressa* — 90*
Spirorbis — 196, 196*, 199, 200, 231, 233, 384, 384*
Spirostomum — 104
Spirula — 155*, 157, 195, 551
Spirulirostra — 155*, 156
Spondylus — 142, 211
Spongelia — 112
Spongilla — 237*
Squilla — 365
Staurocephalus — 286, 286*
Stegosoma — 375
Stelospongia — 112
Stenogyra decollata — 317, 318, 320
Stenoteuthis — 551
Stenorhynchus — 558, 560
Stentor — 40*, 41, 41*, 43
Stephanoceros — 30, 197, 199
Stereobalanus canadensis — 438*, 555
Sternaspis — 287, 376
Sternocera — 160
Stichostemma — 449*, 515, 525*, 523
Stoloteuthis — 158
Stomatopora villosa — 579
Stramentum — 163
Stratiomys — 431
Strombus — 149, 199, 204
Strongylus equinus — 282
Strophalosia horrida — 219
Stylarioides — 199, 287, 287*, 290
Stylifer celebensis — 326
Styliola — 206, 206*
Suberites — 240
Subemarginula — 390
Sycandra raphanus — 25*
Sycon — 25, 108, 111, 237
Sycotypus — 326
Syllides longocirrata — 285*
Syllis — 450
 — *hyalina* — 285*
Symplocostoma hexabulba — 279, 281*
Synapta — 169*, 494*
 — *digitata* — 366*
Synchaeta — 303
Syncrypta — 100
Syracosphaera apsteini — 97, 98, 98*

T

- Taenia crassicolis* — 514
Taeniopteryx — 434
Talitrus — 251
Tapes — 141, 401.
Tarantula — 340
Technophorus — 214*, 215
Teichomyza fusca — 433, 434
Tellina — 144, 143, 399, 401
 — *baltica* — 320
 — *planata* — 490
Tenebrio — 162
Terebellides — 289, 290
Terebra — 144, 145*, 317, 318
Terebratula — 466
Terebratulina caput serpentis — 132*
Terebrirostra lyra — 219
Teredo — 29, 215, 216, 326, 401, 487
Testacella — 314, 326, 393, 484
Tethys — 545
Textularia — 92
 — *sagittula* — 90*
Thalassema — 538
 — *taenioides* — 538
Thalassicolla — 92, 96
Thecidium — 217
Thelyphonus — 414*
Thoracostoma — 282
Thyas — 342
Thyrophorella — 198*, 201*
Thysanozoon — 264
Thysanoplana indica — 265
Thysanopoda tricuspidata — 408*
Tima — 510
Tintinnus — 194, 194*, 195, 199, 205
 — *inquilinus* — 194*, 205
Tipula — 430
Tjalfiella — 259, 259*
Tokophrya — 102
Tolypammina vagans — 89
Tomopteris — 30
Torinia variegata 198*, 199
Tornatina — 146
Toxopneustes — 364*
Trachelobdella — 386
Trachelophyllum — 103
Trachelomanas — 195, 199, 303
Travisia — 289, 376
Tricentrus albimaculatus — 356*
Trichocerca bicristata — 301*
Trichonympha turkestanica — 42
Trichotropis antarctica — 316*
Trithyreus — 340
 — *cambridgei* — 168
Trichinella — 283
Trichodina — 104, 104*
Trichomonas — 102
Tridacna — 68, 210, 210*, 211, 402
Trigonia — 142, 142*, 211, 213*, 214, 551
Trinucleus goldfussi — 204*
Tripalmaria — 103*
Tristomum — 271
Tritonium — 149
Triton — 144, 147, 202, 326
Trochoceras — 154
Trochocystites — 172*
Trochosphaera aequatorialis — 30
Trochostoma — 170, 437
Trochus — 151, 390*, 554
Trophonia — 451
Truncatella — 147

Truncatulina — 196
 Trypanosoma — 101
 Trypanosyllis — 529*
 Tubifex — 456*
 Tubipora — 117, 118*
 Tubulanus superbus — 276*
 Turbo — 198*, 548*
 Turrilepos — 163
 Turritiles — 155, 156*, 196
 Tylenchus pratensis — 281*, 577
 — semiparasiticus — 283
 Typhloplanella — 520*

U

Udonella pollachii — 268
 Ulmaris prototypus — 254
 Ulva — 326
 Umbrella — 314, 317
 Uncinaiis — 534
 Uncinulus subcordiformis — 210*
 Unicaecum — 272
 Unio — 436*, 437, 439, 441
 Unio complanatus — 150
 Urosalpinx cinerea — 326

W

Walteria flemmingi — 239*
 Webbinella — 87*
 Willeyia — 439
 Wirenia — 318

V

Valvata — 325
 Vanadis formosa — 530*
 Velella — 115, 244, 245*
 Velutina undata 390*
 Venus — 141
 Vermetus — 145, 147, 149, 195, 202
 Verongia — 112
 Verruca — 164*, 165
 Vincularia gothica — 127*
 Vlasta — 141
 Volvox — 100

X

Xenobalanus — 166
 Xenophora — 149
 Xiphosura polyphemus — 411*
 Xystonella armata — 194*, 205

Y

Yoldia — 29, 29*
 Youngia — 265

Z

Zilla cadophyla — 413*
 Zoobothryon — 307, 308*
 Zygacanthidium complanatum — 95*
 Zygeupolia — 52
 Zygostephanus bicornis — 93*
 Zygospira — 131, 132*

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

А

Abbott — 49
Аверинцев — 84
Ambrohn — 160
Ankel — 323
Anthony — 139
Арнольд — 447
Ashworth — 529

В

Baltzer — 299, 539
Bateson — 555
Bather — 361, 495, 499
Beauchamp — 299, 302, 303
Beddard — 535
Bedot — 510
Beccher — 132, 133
Bemmelen — 131
Benham — 534
Bepler — 409
Bergold — 556
Berkeley — 321, 322
Bernard — 167, 429
Бернштейн — 42
Berthelot — 82
Biedermann — 113, 137, 138, 160, 161,
244, 251, 289, 327
Blochmann — 35, 131, 464, 465, 466
Blumrich — 134
Böhmig — 278, 515
Bonnet — 571
Bordas — 570
Borg — 307
Borgert — 99
Börner — 568
Bounhiol — 384
Boutan — 144, 148
Bradley — 326
Brandes — 268
Brasil — 291
Bresslau — 102, 266
Broch — 166
Brock — 327
Bruntz — 350, 565, 569
Bugge — 515
Bürger — 276, 449
Burk — 113
Burian — 562
Бутинг — 515
Bütschli — 7, 84, 85, 94, 160, 161, 446

Buxton — 563, 565
Быховский — 522

С

Carlgren — 250
Chapeaux — 362
Chun — 100, 224, 241, 256, 259, 260,
510
Claparède — 449
Claus — 510, 558
Coe — 447
Cognetti de Martiis — 40, 41
Cohnheim — 362
Combaut — 290
Cort — 521
Cotte — 240, 509
Cuénot — 327, 435, 511, 552, 554, 562
Cuvier — 14

D

Dacqué — 163
Dakin — 321
Darboux — 291
Darvin — 289, 290
Dehring — 150
Delage — 249, 364, 491
Demoll — 168
Dendy — 106, 236
Dierks — 41, 43
Distaso — 403
Дьяконов — 288
Дорель — 16, 17, 42, 83, 103, 411
Dollo — 16, 18, 154
Dunbar — 153
Durham — 510, 511
Duvernois — 409

Е

Ebner — 106, 107, 117
Ehlers — 285, 449
Ehrenbaum — 136
Ehrenberg — 88, 97
Eisig — 286, 288, 540
Evans — 565

F

Fage — 530
Faust — 521
Fauvel — 450, 533
Федотов — 36, 511
Филиппенко — 569, 576

Fol — 111, 503
 Fredericq — 290
 Frenzel — 336
 Fuchs — 449, 452
 Фурсенко — 411
 Fürth — 80, 82, 552, 553

G

Гадзиевич — 475
 Гаряев — 327
 Gast — 514
 Gegenbaur — 6, 7, 8
 Gelei — 267
 Giard — 511
 Giesbrecht — 335
 Giklhorn — 406
 Goetsch — 244
 Goodrich — 515, 516, 531, 532
 Graff — 266
 Grassi — 14, 34, 102
 Greenwood — 244
 Grobben — 272
 Гронковский — 34, 35

H

Haecckel — 43, 92, 106, 240, 445
 Haecker — 225
 Haller — 418, 546
 Hammann — 25, 26, 36, 37, 496, 510
 Hammer — 25
 Handlirsch — 423
 Harrington — 290
 Hartmann — 503
 Hartung — 138
 Hazen — 566
 Heath — 389
 Heathcote — 569
 Heider — 468
 Hein — 515
 Heller — 504
 Hérouard — 437, 491
 Hertwig R. u. O. — 25, 26, 34, 445
 Heymons — 351, 569
 Hirsch — 326, 327
 Hirschler — 237
 Hlava — 526
 Horst — 368
 Hyde — 412

J

Ивановский — 102
 Jhering — 145
 Johansson — 459
 Jordan — 251, 288, 291, 331, 333, 336
 Jörgensen — 93
 Joubin — 403, 464
 Исаев — 568, 569

K

Kaiser — 36, 37, 38, 515
 Kautzsch — 418
 Капцов — 160, 161
 Karsten — 100
 Касьянов — 32, 45
 Kästner — 342, 344
 Keller — 114, 406
 Kennel — 429
 Keysselitz — 297
 Kingsley — 167, 417, 566
 Kinoshita — 118
 Kjerschow-Agersborg — 319
 Kleinenberg — 15
 Knoll — 486
 Koch — 117, 118, 121
 Kofoed — 42, 100
 Ковалевский — 34, 296, 297, 319, 463, 507, 512, 554, 563, 568, 571, 580
 Kölliker — 116
 Кольцов — 12
 Krancher — 425
 Kükenthal — 118
 Kupffer — 461

L

Lacaze-Duthiers — 118
 Lahille — 444
 Lang — 7, 143, 144, 266, 311, 429, 446, 451, 454, 497
 Ласточкин — 512
 Левинсон — 39
 Lehnert — 267
 Lendenfeld — 32, 44, 111, 240
 Lereboullet — 409
 Lesser — 291
 Letellier — 552
 Leuckart — 418
 Leydolt — 85
 Ливанов — 32, 124, 291, 292, 449, 457, 459, 460
 Лигнау — 569
 Липин — 245
 Lohmann — 97, 167
 Loisel — 111, 240
 Looss — 279
 Loppens — 126, 127, 150
 Любимцев — 30
 Ludwig — 182, 183, 446, 497
 Luther — 267
 Lyonnet — 60

M

Maas — 108, 109
 Malaquin — 284, 450
 Malpighi — 569
 Mansur-Bek — 326

Marcus — 55, 307, 308
 Marshal — 244, 561
 Martini — 36, 63, 279, 282, 300
 Maser — 555
 Masterman — 509
 Мейер А. — 546
 Мейер Э. — 446, 449, 553
 Mendel — 326, 327
 Merker — 169, 170
 Mesnil — 251
 Метальников — 33, 304, 305
 Мечников — 24, 246, 251, 267
 Michaelson — 534
 Milne-Edwards — 417, 474
 Minchin — 24, 106, 108, 113
 Mitra — 321
 Mc Bride — 178, 187, 491
 Mc Leod — 7, 417
 Молчанов — 525
 Мончадский — 428, 435
 Mortensen — 184, 259
 Müller J. — 182
 Murray — 84

N

Nachtwey — 299
 Naef — 7, 551
 Naumann — 303
 Nelson — 321
 Nierstrass — 543
 Nussbaum — 447

O

Odhner N. — 318, 549
 Oka — 459, 461
 Ortmann — 515
 Oshida — 12
 Oxner — 447

P

Palmen — 424
 Parhon — 430
 Patten — 566
 Pauly — 396
 Павловский — 338, 340, 342, 343,
 346, 475, 476, 570
 Pekelharing — 236, 237
 Pelseneer — 145, 150, 286, 388, 389,
 399, 400, 546, 549, 554
 Penard — 88
 Переяславцева — 167
 Perrier — 181, 437, 497
 Picton — 541
 Pierantoni — 28, 29, 449, 450, 529
 Piate — 146, 388, 389, 544
 Plateau — 430, 574
 Плотников — 161, 162

Поповский — 225
 Pourbaix — 239, 240
 Pratt — 509
 Prouho — 496
 Punnett — 370, 371
 Purcell — 417, 418
 Pütter — 240, 399, 403

R

Rauther — 279
 Ray-Lanckester — 7, 417, 445, 565
 Reech — 150
 Rhumbler — 84, 86, 88
 Ridewood — 397, 399
 Ries — 307, 308, 309
 Римский-Корсаков — 569
 Roaf — 362
 Robert — 144
 Robertson — 237
 Rosa — 535
 Роскин — 39, 104
 Roule — 504
 Rubbell — 136
 Russo — 511

S

Saint-Joseph — 383
 Заленский — 447, 449, 541
 Schäppi — 451
 Швейер — 103
 Шевяков — 39, 42, 84
 Шелкановцев — 342, 418
 Шимкевич — 167, 340, 446
 Шмальгаузен — 173
 Schmidt — 82
 Schneider A. — 39, 96
 Schneider K. C. — 33, 34, 564
 Шульц — 511, 512
 Шепотьев — 515
 Schulze F. — 25, 112, 113, 237
 Schulze P. — 80, 83
 Scriban — 293
 Seeliger — 227, 443
 Selenka — 24
 Зеленский — 459, 460, 463
 Semper — 437, 511
 Sewell — 521
 Северцов — 14
 Shephard — 514
 Siebold — 396
 Simroth — 145, 151, 323
 Синицын — 268, 274
 Sladen — 181
 Sirodot — 573, 574, 575
 Snodgrass — 60
 Sollas — 236
 Соловьев — 427

Spengel — 538, 539
Stempell — 136
Stoppenbrink — 267
Sturany — 565
Стрелков — 83, 103
Сукачев — 293, 296
Суслов — 569
Szarsky — 291
Szidat — 521

T

Taschenberg — 291
Thiele — 7
Thompson C. — 52
Tiedemann — 494
Тимофеев — 499, 451, 452, 454
Trambley — 246
Trigt — 239, 240
Tullberg — 136, 161

U

Uexküll — 190, 403
Усов — 245

V

Vaughan — 123
Veneziani — 573

Vejdovsky — 535, 557, 559
Verhoeff — 409
Versluys — 168
Vessichelli — 549
Vosmaer — 236, 237
Voss — 60

W

Wallich — 97
Walter — 34
Weber — 59, 573, 574
Wellstead — 123
Wernich — 421, 569
Westblad — 267
Widde — 515
Wiedersheim — 396
Wigglesworth — 435
Wille — 317
Willem — 242, 510, 540
Willey — 368, 370
Wilhelmi — 26
Wilson — 278
Winterstein — 437
Wiren — 449, 451, 532
Witenberg — 283
Woodland — 109, 117, 134

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.		Стр.
Предисловие	3	Общая типология скелета	193
Введение	5	Наружный скелет (193). Внутренний скелет (223)	—
Система беспозвоночных	19	Общие соображения о скелете	231
<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Введение </div> <div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Кожные покровы </div>			
Типичный эпителий	24	Пищеварительная система	
Однослойный эпителий (24).		Тип губок (235). Тип кишечнополостных (241). Тип червей (260).	
Многослойный эпителий (34). Модифицированный эпителий (34).		Тип моллюсков (310). Тип членистоногих (328). Тип иглокожих (360). Тип хордовых (368)	
Обыкновенный эпителий (31). Погруженный эпителий (34). Синцитиальный эпителий (36).		Общие соображения о пищеварительной системе	375
<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Мышечная система </div>			
Сократительные элементы простейших (39), тип губок (43), тип кишечнополостных (44), тип червей (51), тип членистоногих (57); дополнение к типу членистоногих (61), тип моллюсков (63), тип иглокожих (69), тип хордовых (73).		Дыхательная система	
Общие соображения о мускулатуре Metazoa	77	Типы дыхания и органов дыхания	379
<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Опорные образования и скелет </div>			
Химический состав	79	Тип губок (381). Тип кишечнополостных (381). Тип червей (381). Тип моллюсков (386). Тип членистоногих (404). Тип иглокожих (435). Тип хордовых (438).	
Органический скелет (79). Неорганический скелет (83)		<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Кровеносная система </div>	
Систематический обзор строения скелета	86	Тип червей (447). Тип членистоногих (466). Тип моллюсков (482). Тип иглокожих (491). Тип хордовых (501).	
Скелет Protozoa	—	<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> Выделительная система </div>	
Саркодовые (86). Жгутиконосцы (97). Инфузории (102)		Диффузное выделение (509). Протонефридии (513). Метанефридии (528). Мальпигиевы сосуды (569). Аберрантные органы выделения (577).	
Скелет Metazoa	104	Общие соображения о выделительной системе	581
Скелет губок (104). Скелет кишечнополостных (114). Скелет червей (123). Скелет моллюсков (133). Скелет членистоногих (158). Скелет иглокожих (168). Скелет хордовых (191).		Указатель латинских названий видов и родов	584
		Указатель авторов	596

Отв. ред. Ф. Н. Кричевская и А. С. Мончадский. Техн. ред. И. М. Фролов. Корректор Н. Н. Васильева.

Сдано в набор 1/ви 1938 г. Подписано к печати 24/ви 1938 г. Уч.-авт. л. 44,28. Авт. л. 44,28. Печ. л. 37 1/2. Бум. л. 183 1/4. Тираж 3 000 экз. Формат бумаги 60×92. Тип. зв. в 1 бум. л. 95232. Лениногравит № 3237. Учпедгиз № 10336. У-9. Бумага Вишерского бумкомбината. Заказ № 386.

Цена 7 р. 10 к., пер. 2 р. 50 к.

2-я типография ОГИЗа РСФСР треста «Полиграфкинг» «Печатный Двор» имени А. М. Горького. Ленинград, Гатчинская, 26.